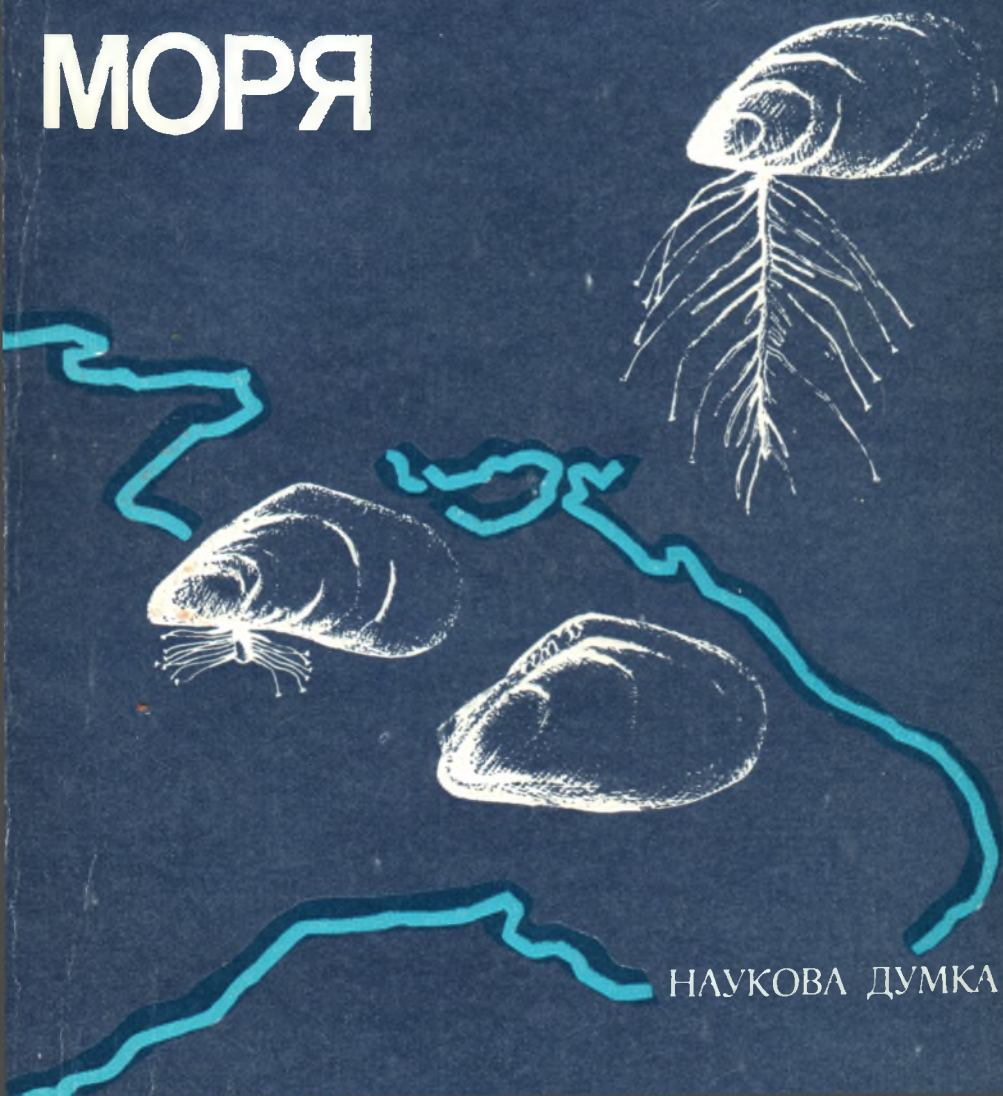


МИТИЛИДЫ ЧЕРНОГО МОРЯ



НАУКОВА ДУМКА

**АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А.О.КОВАЛЕВСКОГО**

МИТИЛИДЫ ЧЕРНОГО МОРЯ

УДК 594.124. (262.5)

Митилиды Черного моря / Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К.; Отв. ред. Заика В.Е.; АН УССР. Ин-т биологии южных морей им. А.О.Ковалевского. — Киев : Наук. думка, 1990. — 208 с. — ISBN 5-12-001597-2.

В монографии изложены результаты многолетних сравнительных исследований по биологии и экологии черноморских митилид (*Mytilus galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus*, *Modiolus phaseolus*, *M. adriaticus*). Анализируются особенности распределения, размножения, темпов роста и другие популяционные характеристики в зависимости от условий обитания моллюсков. Рассматриваются морфология и морфометрия митилид в онтогенетическом и экологическом аспектах, обсуждаются их роль в экосистемах моря и реакция на антропогенные воздействия.

Для экологов, гидробиологов, специалистов по аквакультуре и охране окружающей среды.

Ил. 82. Табл. 8. Библиогр. : с. 188—201.

Ответственный редактор В.Е.Заика

Утверждено к печати ученым советом
Института биологии южных морей им. А.О.Ковалевского АН УССР

Редакция биологической литературы

Редактор В.И.Неслуженко

М 1903040100-303 350-90
М221 (04) -90

ISBN 5-12-001597-2

© В.Е.Заика, Н.А.Валовая,
А.С.Повчун, Н.К.Ревков, 1990

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧЕРНОМОРСКИХ МИТИЛИД	5
1.1. Видовой состав	5
1.2. Таксономическое положение черноморской мидии и внутривидовые формы	6
1.3. Распределение по глубинам	8
1.4. Происхождение и реакция на соленость	11
1.5. Основные черты биологии	14
ГЛАВА 2. МОРФОЛОГИЯ И МОРФОМЕТРИЯ МИТИЛИД В ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОМ И ЭКОЛОГИЧЕСКОМ АСПЕКТАХ	18
2.1. Общая морфология	18
2.2. Размерно-возрастная аллометрия	21
2.3. Изменчивость внешнего строения в связи с особенностями местообитания	24
2.4. Элементы внутреннего строения	32
2.5. Биссусный аппарат и прочность прикрепления к субстрату	36
2.6. Личинки	45
2.7. Морфология раковины ранней молодежи	47
ГЛАВА 3. ФИЛЬТРАЦИЯ ВОДЫ, ПИТАНИЕ И ДЫХАНИЕ	49
3.1. Питание	49
3.2. Скорость фильтрации и подвижность воды	53
3.3. Дыхание	55
3.4. Суточная и сезонная ритмика физиологической активности	57
ГЛАВА 4. РОСТ	59
4.1. Определение возраста	59
4.2. Интегральные кривые линейного роста	61
4.3. Влияние на рост отдельных факторов среды	64
4.4. Рост в разных местообитаниях	67
ГЛАВА 5. РАЗМНОЖЕНИЕ	73
5.1. Половое созревание и соотношение полов	73
5.2. Годовой цикл гонад мидий в связи с размерами и динамика вымета гамет	76
5.3. Годовой цикл гонад и размножение прочих видов	81
5.4. Вымет гамет и плодовитость	82
ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЯ ПЛАНКТОННЫХ ЛИЧИНОК И ОСЕВШЕЙ МОЛОДИ	86
6.1. Темпы развития, поведение и распределение личинок в пелагиали	86

	6.2. Сезонный ход личинок в планктоне	90
	6.3. Оседание личинок и выбор субстрата	96
	6.4. Сезонная динамика оседания личинок	99
	6.5. Фазное оседание в условиях Черного моря	103
ГЛАВА	7. СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ МИТИЛИД	
	7.1. Типы поселений митилид	108
	7.2. Размерная структура поселений иловой мидии	114
	7.3. Поселения митилиастера	121
	7.4. Поселения фазеолины	126
ГЛАВА	8. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ	
	8.1. Особенности распределения по местообитаниям	130
	8.2. Распределение митилид на вертикальных поверхностях	133
	8.3. Межвидовые отношения митилид	141
	8.4. Влияние температуры	145
	8.5. Общий анализ распределения митилид в Черном море	150
ГЛАВА	9. РОЛЬ МИТИЛИД В ЭКОСИСТЕМАХ МОРЯ	
	9.1. Доминирование	154
	9.2. Влияние на яркость сообществ рыхлых грунтов	158
	9.3. Другие свидетельства эдификаторной роли	162
	9.4. Вклад в гетеротрофную продукцию бентоса	163
	9.5. Явление биофильтра и роль митилид	166
ГЛАВА	10. МИТИЛИДЫ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ	
	10.1. Типы реакции на загрязнения	173
	10.2. Изменение границ обитания митилид	176
	10.3. Деграляция сообществ иловой мидии	178
	10.4. Влияние заиления грунта и донных тралений	181
	10.5. Изменение численности личинок мидии	183
	10.6. Морфофизиологические изменения у мидии	184
	10.7. Сокращение общих запасов митилид	186
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	188

CONTENTS

INTRODUCTION	3
CHAPTER 1. GENERAL CHARACTERISTICS OF THE BLACK SEA MUSSELS	
1.1. Species composition	5
1.2. Taxonomic position of the Black Sea mussel and its intraspecific forms	6
1.3. Depth level distribution	8
1.4. Origin and salinity reaction	11
1.5. Main biological patterns	14
CHAPTER 2. MORPHOLOGY AND MORPHOMETRY OF MUSSELS: ONTOGENETIC AND ECOLOGICAL ASPECTS	
2.1. General morphology	18
2.2. Size-age allometry	21
2.3. Structure variability in connection with peculiarities of inhabitation	24
2.4. Elements of inner strycture	32
2.5. The Byssus and strength of attachment to the substratum	36
2.6. Larvae	45
2.7. Shell morphology of young molluscs	47
CHAPTER 3. WATER FILTRATION, NUTRITION AND RESPIRATION	
3.1. Nutrition	49
3.2. Filtration speed and water circulation	53
3.3. Respiration	55
3.4. Daily and seasonal rhythms of physiological activity	57
CHAPTER 4. GROWTH	
4.1. Age determination	59
4.2. Integral curves of Linear growth	61
4.3. Influence of some factors on the growth	64
4.4. Growth in different habitats	67
CHAPTER 5. REPRODUCTION	
5.1. Pubescence and male/female proportion	73
5.2. Annual cycle of gonads and spawning of <i>M. galloprovincialis</i> ...	76
5.3. Annual cycle and reproduction of other species of gonads	81
5.4. Spawning and fertility	82
CHAPTER 6. PLANCTON LARVAE AND SETTLED BROOD ECOLOGY	
6.1. Development speed, behavior and distribution of larvae	86
6.2. Seasonal dynamics of larvae in plankton	90
6.3. Larvae settling and choice of substratum	96
6.4. Seasonal settling dynamics	99
6.5. Phase settling in the Black Sea	103

CHAPTER 7. MUSSELS SETTLEMENT STRUCTURE	
7.1. Types of mussels settlements	108
7.2. Silt mussel settlements size structure	114
7.3. Mytilaster settlements	121
7.4. Horse mussels settlements	126
CHAPTER 8. ECOLOGICAL FACTORS OF SPATIAL DISTRIBUTION	
8.1. Details of distribution	130
8.2. Mussels distribution on vertical substrata	133
8.3. Mussels interspecies relations	141
8.4. Temperature reaction	145
8.5. General analysis of mussels distribution in the Black Sea	150
CHAPTER 9. MUSSELS ROLE IN SEA ECOSYSTEMS	
9.1. Domination	154
9.2. Mussels influence on vertical structure of soft-bottom communities	158
9.3. Mussels influence on communities: other arguments	162
9.4. Contribution into heterotrophic benthos production	163
9.5. Biofilter phenomena and mussels role	166
CHAPTER 10. ANTHROPOGENIC INFLUENCES ON MUSSELS	
10.1. Types of reactions towards pollution	173
10.2. Changes of inhabitation limits	176
10.3. Silt mussel community degradation	178
10.4. Influence of ground oozing and bottom trawlings	181
10.5. Change in the number of mussel larvae	183
10.6. Morphological and physiological changes in mussels	184
10.7. Reduction of the general stock of mussels	186
REFERENCES	188

ПРЕДИСЛОВИЕ

Обитающие в Черном море двустворчатые моллюски семейства митилид (*Mytilidae* Rafinesque, 1815) не представляют большого интереса в фаунистическом отношении. Действительно, из 30 родов этого семейства в Азово-Черноморском бассейне отмечено лишь 4; из 90 видов двустворок, встречающихся здесь, на долю митилид приходится всего 5—6.

В совершенно ином свете черноморские митилиды предстают с позиций экологии. Виды этого семейства — массовые моллюски, обитающие в Черном море от уреза воды до границ сероводородной зоны. Во многих биотопах они являются доминирующими по размерам и биомассе видами зообентоса, определяющими структурные и функциональные особенности соответствующих донных сообществ. Митилиды-доминанты играют в сообществах несомненную edificatorную роль.

Моллюски этого семейства характеризуются высокой плодовитостью. Их пелагические личинки в разгар нереста доминируют в составе зоопланктона, оказываются существенным звеном трофических цепей пелагиали. Донная молодежь митилид занимает определенное место в составе пищи хищников, в рационе бентоядных рыб.

Благодаря высокой плотности поселений, поясному распространению в мире на больших площадях дна, относительно крупным размерам, митилиды Черного моря являются ведущим компонентом донных фильтраторов, осуществляющих колоссальную по масштабам функцию биофильтра, осаждающего из воды взвесь. Это способствует кондиционированию морской среды, трансформации органических и минеральных соединений.

В практическом плане черноморские митилиды также привлекают большое внимание.

Мидия — объект промысла и новой отрасли хозяйства — марикультуры. При фильтрации воды митилиды удаляют из нее различные компоненты загрязнений, в то же время мидия устойчива к воздействию токсикантов. Поэтому митилиды несут санитарную функцию не только в составе естественных поселений, но и на специальных искусственных рифах, способствующих кондиционированию среды.

Мидия и фазеолина, обитающие на обширных пространствах дна, используются при мониторинге состояния среды. В Черном море организованы так называемые мидиевый и фазеолиновый дозоры. При этом

биоиндикация состояния моря в определенных точках и районах производится по физиолого-биохимическим и популяционным показателям. Полезную информацию дает также картирование сообществ разных видов митилид, поскольку их границы заметно смещаются в результате антропогенного воздействия на море.

Мидия и митилястер — важные компоненты морских обростаний, вызывающих помехи при использовании судов, гидросооружений, морских водоводов.

Все эти разноплановые аспекты практического значения черноморских митилид вызывают необходимость получения различной информации о них. Научные исследования прикладного характера быстро расширяются, особенно по мидии. В их основу должны быть положены фундаментальные сведения по биологии, физиологии и экологии митилид.

В настоящей работе систематизированы и в сравнительном аспекте изложены полученные данные по черноморским митилидам, в том числе результаты многолетних исследований сотрудников отдела бентоса Института биологии южных морей им. А.О.Ковалевского АН УССР. В ней приведены материалы, представляющие, по мнению авторов, наибольший интерес как для понимания биологических особенностей разных видов митилид, так и для использования в дальнейших прикладных разработках.

Авторы приносят благодарность за помощь в подборе материалов сотрудникам института М.И.Киселевой, В.Д.Чухчину, Е.Б.Маккавеевой, Н.Г.Сергеевой, Г.А.Финенко, В.Н.Иванову, З.А.Романовой, Г.И.Аболмасовой, В.С.Логачеву, Ю.В.Просвинову, в подготовке рукописи — Л.Ф.Лукьяновой; за предоставленные данные по многолетней динамике личинок митилид в планктоне и их оседанию на пластины — В.Н.Грезе и Г.А.Доброотиной, использованные данные дипломных исследований Н.В.Петрову и Н.В.Остапенко; Н.И.Ивановой — за участие в морфологической обработке материала и проведении некоторых опытов.

ГЛАВА 1

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧЕРНОМОРСКИХ МИТИЛИД

1.1. ВИДОВОЙ СОСТАВ

В мировой фауне насчитывают около 30 родов митилид (Скарлато, Старобогатов, 1972). В сводке по Средиземному морю (Riedl, 1983) приведено общее число их родов — 12, видов — 17. Черное море значительно беднее Средиземного. В последней фаунистической сводке по Черному морю (Скарлато, Старобогатов, 1972) указаны митилиды 6 видов, относящихся к 4 родам: *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), *Macrocyrtia* (Locard, 1889), *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1790), *Modiolus phaseolinus* (Philippi, 1844), *M. adriaticus* (Lamarck, 1819), *Musculus marmoratus* (Forbes, 1838).

Последний вид известен лишь по единичным находкам в Прибосфорском районе и не является постоянным элементом черноморской фауны. Выделение *Macrocyrtia* в самостоятельный вид основано на том, что по некоторым морфологическим признакам он занимает промежуточное положение между *M. edulis* и *M. galloprovincialis*. Однако два последних вида не имеют надежных морфологических отличий между собой, и некоторые авторы относят их к одному виду. По этой причине выделение *Macrocyrtia* вряд ли обосновано (Скарлато, Старобогатов, 1979), в гидробиологических работах последних лет он не упоминается.

Таким образом, надежно различимыми, постоянно обитающими и широко распространенными в Черном море являются 4 вида 3 родов митилид: мидия черноморская (*M. galloprovincialis*), митилиастер (*M. lineatus*), фазеолина (*M. phaseolinus*), модиола адриатическая (*M. adriaticus*). В зарубежной литературе *M. galloprovincialis* называют средиземноморской мидией, но при сравнении этого вида из Средиземного и Черного морей удобно использовать соответственно два названия: средиземноморская и черноморская мидии.

M. galloprovincialis характеризуют (Скарлато, Старобогатов, 1979) как атлантико-средиземноморский низкобореально-субтропический вид, обитающий вдоль атлантического побережья Европы (до юга Англии и датских проливов) и Африки (до Зеленого мыса). Недавно указан для Южной Африки (Grant, Cherry, 1985), а также для Скандинавии (Seed, 1974). Распространен во всех морях Средиземноморского бассейна.

Предполагают, что предки двух атлантических видов мидии проникли из тихоокеанского бассейна: сначала (в миоцене ?) — *M. galloprovincialis*, а затем (в плейстоцене) — *M. edulis* (Скарлато, Старобогатов, 1979). Последний вид, рядом авторов сближенный с *M. galloprovincialis*, — амфибореальный, заходящий в низкоарктические воды. Согласно другой гипотезе (Barsotti, Meluzii, 1968) *M. galloprovincialis* произошел от *M. edulis*, проникшего в Средиземное море из Атлантического океана.

Сторонники видовой самостоятельности *M. edulis* и *M. galloprovincialis* указывают для Средиземноморского бассейна только второй из видов. Исследователи, принявшие точку зрения о существовании только вида *M. edulis*, используют это название и для мидий из Средиземного моря, например, из района Венеции (Fossato, Canzonier, 1976), что создает определенную путаницу. Наконец, появляются публикации о том, что *M. galloprovincialis* обитает и у берегов Японии, и у берегов Дальнего Востока. Это еще больше усложняет вопрос о месте происхождения и статусе данной формы.

Mytilaster lineatus встречается на атлантическом побережье Южной Европы и во всех морях Средиземноморского бассейна. Завезен в Каспийское море, где получил широкое распространение (Скарлато, Старобогатов, 1972).

Modiolus phaseolinus — северный вид, встречается в Атлантическом океане у берегов Англии, Норвегии, Исландии (Паули, 1927; Якубова, 1948). Обитает в морях Средиземноморского бассейна, где является редким видом, реликтом более холодного ледникового времени (Зенкевич, 1947); был многочислен в третичную эпоху (Паули, 1927). В Черном море в большом количестве обитает на глубинах с постоянно низкой температурой.

M. adriaticus встречается в морях Средиземноморского бассейна, Атлантическом океане, в частности у берегов Англии (Скарлато, Старобогатов, 1972).

Таким образом, все массовые черноморские митилиды имеют довольно широкий ареал. Они характеризуются высокой морфологической изменчивостью, в результате чего одни исследователи выделяют различное число внутривидовых форм и самостоятельных видов, особенно для черноморских мидии и митилястера, другие отрицают таксономическую самостоятельность вариаций и разновидностей. Современное состояние этого вопроса рассматривается на примере мидии.

1.2. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ И ВНУТРИВИДОВЫЕ ФОРМЫ

Обзор ранних представлений о таксономическом положении черноморской мидии можно найти у В.П.Воробьева (1938). В большин-

стве более поздних публикаций ее относят к виду *M. galloprovincialis*. Предлагалось одну из разновидностей считать самостоятельным видом *M. frequens* (Виноградова, 1950; Сальский, 1958), для западной части Черного моря, как уже упоминалось, указывался вид *M. acrosyrta* (Скарлато, Старобогатов, 1972). Но в гидробиологических работах последних лет все черноморские мидии относят к одному виду — *M. galloprovincialis*. Это оправдано тем, что видовая самостоятельность самого *M. galloprovincialis* подвергается большим сомнениям.

Ни морфолого-анатомические, ни биохимические (Hepper, 1957; Brock, 1985) критерии не позволяют надежно обосновать видовые различия *M. galloprovincialis* и *M. edulis*. Данные о различиях в строении хромосом (Thiriot-Quievreux, Ayraud, 1982) не подтвердились (Dixon, Fravell, 1986). Возможность получения успешно скрещиваемых гибридов (Lubet et al., 1984) и все прочие данные склоняют к заключению, что *M. galloprovincialis* из Средиземного моря — форма, или экотип *M. edulis* (Gosling, 1984; Dixon, Fravell, 1986). Кариологические исследования черноморской мидии (Булатов, Иванов, 1981) также не выявили каких-либо отличий. Тем не менее черноморскую и средиземноморскую мидии продолжают называть *M. galloprovincialis*, по традиции выделяя ее в самостоятельный вид.

По существовавшей тенденции дробления рода *Mytilus* и видов выделялось несколько разновидностей черноморской мидии. Многие морфологические различия их позже были объяснены особенностями местообитаний. Сохранило значение выделение скаловой и иловой форм, а также форм, различающихся по окраске. К.В. Булатов (1983а) исследовал количественное соотношение фиолетовых (черно-фиолетовых), светло- и темно-коричневых мидий в поселениях на твердых субстратах и заключил, что эти вариации окраски, по-видимому, являются фенотипическими проявлениями действия двух аллелей одного локуса.

Считают, что фиолетовая окраска преобладает у скаловой, коричневая — у иловой мидии. По имеющимся данным на скалы оседает молодь обоих цветковых вариантов, но с увеличением возраста растет доля фиолетовых особей. Это отражает различия в выживании, в частности способности выдерживать действие волнения. Так, отмечено разное развитие биссусного аппарата у фиолетовых и коричневых мидий (Булатов, 1983б). В то же время частота встречаемости коричневых мидий и их предельный возраст на скалах в районе Карадага заметно выше, чем в Севастопольской бухте. Поэтому предполагается, что коричневая форма более чувствительна к загрязнению, чем фиолетовая (Булатов, 1983б). Есть сведения о большем содержании каротиноидов у фиолетовой мидии (Анциупова, Руснак, 1986) и меньшем уровне энергетического обмена у этой формы (Сагайдачный, Лучина, 1986). В северо-западной части моря установлено (Шурова, 1987), что светло-коричневая форма преобладает в опресненных (4–16 ‰), а черно-фиолетовая — в осолоненных участках (16–32 ‰).

В целом, скаловая и иловая мидии — формы, различаемые по типу местообитаний. Статистические различия между моллюсками соответствующих поселений можно выявить как по морфофизиологическим, так и другим признакам. Но вариабельность одинаковых признаков велика и в пределах каждого из местообитаний. Пока нет ясности, в какой мере регистрируемые статистические различия мидий связаны с дифференциальным выживанием генетически различающихся внутривидовых групп или с адаптацией к местообитанию (экологической пластичностью). Отметим, что анализ соотношения особей с различной окраской также затруднен наличием разнообразных переходных форм. Тем не менее на черноморских мидиях активно продолжается исследование вариаций в окраске, служащих маркером комплекса генов, контролирующих рост и приспособленность к основным типам местообитаний. Получаемые сведения важны для анализа популяционной структуры вида, для отработки биотехнологии марикультуры мидий и селекционной работы (Иванов и др., 1989).

1.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ГЛУБИНАМ

Сравнивая распространение и численность черноморских митилид в разных частях их ареала, исследователи обратили внимание на то, что в Черном море отдельные виды широко заселили нетипичные для них местообитания. Это проявляется особенно явно в распределении по глубинам.

Мидии *M.galloprovincialis* и *M.edulis* из разных регионов характеризуются как литоральные виды, образующие скопления на глубине 0—10 м (White, 1937; Садыхова, 1964; Скарлато, Скоробогатов, 1979; Riedl, 1983). Для тихоокеанского *M.edulis* указывается глубина до 20 м (Скарлато, 1976).

В Черном море такое же распределение по глубинам характерно для скаловой формы *M.galloprovincialis*. Иловая форма основные поселения образует на глубине 20—50 м, где является доминирующим видом зообентоса. Встретить мидии можно и на глубине 80—100 м, иногда и более. Ниже 60 м не найдено постоянных поселений размножающихся особей, регистрируются лишь единичные экземпляры молоди (Киселева, 1981). Поселения иловой мидии, занимающие обширные пространства дна на глубине 20—50 м, не встречаются в других морях, кроме Черного.

В связи с этим следует обратить внимание на аналогичные аномалии в распределении по глубинам у *M.edulis*. Этот вид иногда встречается на относительно больших глубинах (Дерюгин, 1928), но Е.Ф.Гурьянова (1929) считает, что иногда это может быть связано со штормовым сносом мидий с малых глубин и их последующим длительным выживанием.

Отмечают и постоянные поселения *M.edulis* на относительно больших глубинах. Так, если обычная нижняя граница поселений в бассейне Атлантического океана составляет 6–9 м, то в Северном море она опускается до 17, в Балтийском — до 30–40 (Dardignac–Corbeil, 1977) и даже до 65 (Remane, 1955). Заглубление мидийных поселений Е.Ф.Гурьянова (1929) связывает с опреснением (Балтийское море, устья рек Мурманского побережья) и влиянием арктических температурных и ледовых условий (Карские ворота, Карское море, Новая Земля). Поселения *M.edulis* на скалистых подводных кряжах в Чешской губе Баренцева моря на глубине 15–35 м довольно многочисленны. Мидия образует здесь щетки, где встречается и молодь размером 1–2 мм. Эти глубоководные мидии отличаются уплощением раковины, особенно заднего края, имеют светло-коричневую окраску, в отличие от черно-фиолетовых литоральных мидий (Гурьянова, 1929).

Характерно, что таковы же морфологические и цветковые различия между иловой и скаловой мидиями в Черном море (Драголи, 1966). Это свидетельствует о том, что обсуждаемые признаки мидий меняются под влиянием условий существования на разных глубинах, причем они сходны у *M.galloprovincialis* из Черного моря и *M.edulis* из арктических морей.

Освоение черноморской мидией глубин 20–50 м, таким образом, не уникальное явление, но выражено в Черном море наиболее ярко. Отметим также, что оно не вызвано вытеснением из обычных для *M.galloprovincialis* местообитаний, о чем свидетельствуют не менее обильные по численности и биомассе поселения скаловой мидии.

Митилястер в Черном море встречается от уреза воды до глубин 50–70 м, но постоянные размножающиеся поселения образует лишь на малых глубинах. В прибрежной зоне (на скалах и среди зарослей цистозиры) нередко является доминирующим видом зообентоса. Обычен в Варненском озере. В Черном море с увеличением глубины численность митилястера быстро снижается, единичные особи регистрируются в пробах бентоса с глубин до 30–40 м, эпизодические находки указаны для 50–70 м (Арнольд, 1949; Воробьев, 1949; Шаронов, 1952; Кынева-Абаджиева, 1960; Киселева, 1981).

В Азовском море наибольшей плотности митилястер достигает на глубине 7–10 м (Воробьев, 1949). В Каспийском встречается от уреза воды до глубины 100 м, максимальной биомассы достигает на глубине 20–30 м (Зевина, 1972).

Фазеолина у берегов Норвегии и Англии встречается на глубинах 1–10 м на жестких субстратах. По встречаемости этот вид обычен у Плимута, редок у Гельгоlanda, очень редок в Средиземном море. В Мраморном море и в Босфоре зарегистрирован на жестких субстратах (Паули, 1927). Фазеолину находили на всех типах субстратов от уреза воды до глубины 3000 м и более (Якубова, 1948), но ввиду редкой встречаемости трудно охарактеризовать предпочитаемые этим ви-



Р и с. 1. Распределение черноморских митид по глубине:

1 — митилястер, 2 — мидия, 3 — модиола адриатическая, 4 — фазеолина

поселений в поясе глубин от 40–50 до 100–125 м, где она является доминирующим представителем зообентоса.

По старым данным, верхней границей постоянного обитания фазеолины в Черном море считали изобату 40 м (Якубова, 1948), хотя отдельные мелкие особи изредка встречаются на глубинах 1–10 м. У берегов Болгарии единичные моллюски этого вида найдены на глубине 23 м (Кънева-Абаджиева, 1960). В северо-западной части моря молодь фазеолины встречалась на слоевищах филлофоры, единичные особи регистрировались до северных границ филлофорного поля (Виноградов и др., 1967). Наши исследования в Каркинитском заливе показали, что фазеолина в половозрелой стадии имеет численность 20–30 экз/м² на глубинах 30–35 м. Размерный состав популяции не отличался от такового для больших глубин. Эти данные позволяют верхнюю границу обитания фазеолины отнести к изобате 25–30 м, во всяком случае для заливов типа Каркинитского.

Нижняя граница распространения фазеолины в Черном море определяется сероводородным заражением глубинных вод. Живые моллюски встречаются на 160–180 м в разных районах моря (Якубова, 1948; Vasescu, 1960, 1963; Кънева-Абаджиева, Маринов, 1960), но на глубинах более 100–125 м фазеолина представлена лишь молодью размерами 1–3 мм.

Модиола адриатическая в Черном море встречается на заиленных песках и ракушечнике, в некоторых районах является доминирующим видом (Милашевич, 1916; Арнольди, 1949; Виноградова, 1950; Бекман, 1952; Несис, 1957; Иванов, 1962б; Киселева, 1981). Обычна в составе сообществ илистой мидии. По имеющимся данным зона ее

дом глубины для разных регионов. В районе Марселя фазеолина обнаружена на глубинах 30–95 м (Picard, 1965), в северной части Бискайского залива — на 70–160 (Gleatages, 1969). Возможно, что в морях Средиземноморского бассейна на малых глубинах встречается лишь молодь, не достигающая половозрелости. Во всяком случае, так обстоит дело в Черном море (Арнольди, 1941; Киселева, 1976).

Для распределения фазеолины в Черном море характерны две особенности: практическое отсутствие на мелководье и образование массовых

обитания в Черном море ограничивается изобатами 15 и 35 м. В других морях она обитает на глубинах 15–75 м на песчаных и илисто-гравийных грунтах (Невесская, 1965). В прибрежных районах Англии живет на глубинах 12–70 м (Jeffreys, 1863).

На рис. 1 приведены данные о максимальной для каждой из глубин биомассе сравниваемых видов черноморских митилид.

Различия в распределении рассмотренных видов митилид в Черном море и в других частях ареалов при сопоставлении с соответствующими условиями среды дают богатую основу для анализа экологических требований каждого из них. Поэтому к сведениям этого раздела придется неоднократно обращаться при обсуждении экологии митилид. Данные о распределении по глубинам не только позволяют опираться на них при выяснении свойств моллюсков, их реакции на факторы среды, но и требуют объяснения с привлечением всей доступной полевой и экспериментальной информации об экологических особенностях каждого из сравниваемых видов.

1.4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РЕАКЦИЯ НА СОЛЕНОСТЬ

Все обитающие в Черном море митилиды имеют средиземноморско-атлантическое происхождение, принадлежат к фауне Средиземноморско-Лузитанской биогеографической области Мирового океана (Скарлато, Старобогатов, 1972).

Последовательное изменение фауны в Средиземном, Черном и Азовском морях связывают прежде всего с понижением средней солености воды, составляющей соответственно 37, 18 и 11 ‰ (Мордухай-Болтовской, 1972). При анализе смены фаун водных бассейнов в последовательные геологические эпохи главную роль отводят изменениям солености. Распространение митилид в пределах каждого бассейна зависит также от грунта, глубины, температурного и кислородного режимов (Невесская, 1965). Поэтому влияние солености на черноморских митилид рассматривается в связи с их общей характеристикой и происхождением.

Сам факт существования митилид средиземноморского происхождения в Черном море характеризует их как морские эвригалинные, пойкилосмотические организмы. Эвригалинность проявляется в способности существовать по обе стороны барьера солености в 22–26 ‰, непреодолимого для стеногалинных морских животных, обитающих в Средиземном море (Виноградов, 1986). Универсальный нижний барьер солености для всех эвригалинных морских животных составляет 5–8 ‰ (Хлебович, 1974).

Существуют и промежуточные барьеры солености, непреодолимые для отдельных видов, что позволяет различать животных по степени эвригалинности. Так, важной считается верхняя граница мезогалинной зо-

ны — около 15–16‰ (Мордухай-Болтовский, 1972; Хлебович, 1974). Соответственно этому Азовское море считается мезогалинным, а Черное — полигалинным. Различие в составе их фаун подтверждает значимость обсуждаемого барьера (хотя он может оказаться и более размытым). По более дробным классификациям Черное море с типичной для него соленостью 17–18‰ характеризуется как миксополигалинная подзона миксогалинной зоны (Невесская, 1965).

Таким образом, охарактеризовав черноморских митилид как эвригалинные морские организмы, важно более детально проанализировать их реакцию на изменения солености как в период вселения в бассейн, так и при нынешнем существовании в разных частях ареала, а также в экспериментальных условиях. Считают, что в бесприливных морях границы солености экологического распространения видов обычно совпадают с физиологическими пределами их адаптации к изменяющейся солености (Хлебович, 1974).

При длительной адаптации к условиям существования у популяций из разных частей ареала вырабатываются различные реакции на изменение факторов. В частности, оптимум солености для каждого вида митилид из Черного моря и других акваторий может заведомо различаться. При анализе результатов "острых" опытов (без длительной акклимации) необходимо также учитывать, что черноморские митилиды, будучи эвригалинными, не выносят резкого изменения солености выше 22–26 ‰ (Виноградов, 1987). Возможно, это отражается на распределении митилид непосредственно вблизи пролива Босфор.

Наибольший интерес для выявления различий отдельных видов митилид по степени эвригалинности имеет проявляемый ими порог чувствительности к понижению солености. Весьма информативными для экологической характеристики черноморских митилид являются результаты геологического анализа истории их вселения (Невесская, 1965).

Нынешние митилиды проникли в Черное море в посленовозвксинское время. Хотя гидрофизические условия по обе стороны пролива Босфор не совпадали с теперешними, моллюски вселялись в бассейн с пониженными соленостью и температурой.

Первыми вселенцами — моллюсками, освоившими глубины до 40–50 м, были *Abra ovata*, *Cardium edule*. Из митилид первым вселился митилиастер, который в каламитское время часто встречался в зоне древнего мидиевого ила. Вслед за митилиастером в каламитское время в бассейне появилась мидия, сменившая абру и кардиум на нижних горизонтах их обитания и освоившая также зону современного фазеолинового ила. Позже, в джеметинское время, мидия сместилась с этих глубин на меньшие, а ее место заняла вселившаяся в Черное море фазеолина (Невесская, 1965).

Такая последовательность вселения митилид в Черное море в посленовозвксинское время отражает решающее влияние происшедшего

повышения солености бассейна (Невесская, 1965) и соответственно характеризует различия в степени эвригалинности обсуждаемых видов. Приведенные материалы интересны и с точки зрения освоения вселенцами относительно больших глубин в Черном море и причин последовательных изменений в распределении отдельных видов по глубинам.

Настоящих глубоководных видов средиземноморского бентоса в Черном море нет. При поисках объяснения этого обращалось внимание на возможную трудность преодоления животными мелководного Босфора (Андрусов, 1891). Но для планктонных личинок, если они поднимаются к поверхности, это не является препятствием. Указывалось, что для переноса в Черное море холодным нижебосфорским течением личинки должны выдерживать хотя бы временное понижение температуры (Якубова, 1948). Это предположение не очень убедительно и наиболее вероятной причиной является стеногалинность глубоководной средиземноморской фауны (Невесская, 1965). Действительно, длительная адаптация к обитанию на больших глубинах сопровождалась и адаптацией к относительно постоянной солености, тогда как мелководные и эврибатные виды чаще сталкиваются с изменчивостью солености и должны иметь больше эвригалинных представителей в своем составе.

Ввиду недостаточной информации палеоэкологического характера сложно объяснить и последовательную смену митилид на глубинах Черного моря, заселенных сейчас иловой мидией и фазеолой. Вытеснение мидии фазеолой связывали с изменением глубины моря (Архангельский, Страхов, 1938). Л.А.Невесская (1965) указывает, что увеличение глубины с каламитского до джеметинского времени составило лишь около 10 м, что не могло сильно сказаться на условиях жизни двух обсуждаемых видов, поэтому ключевыми считает биотические причины. Однако она же приводит сведения о том, что трансгрессия сопровождалась ростом заиленности на фоне увеличения глубины. Нам представляется, что изменение характера субстрата в ходе заиления грунта заслуживает самого серьезного внимания при анализе смены мидии фазеолой в обсуждаемой зоне бентали.

Основываясь на анализе распределения митилид в Азово-Черноморском бассейне, В.П.Воробьев (1949) указывает, что митилястер более эвригалинный вид, чем мидия. Митилястер обилен в опресненных участках Черного моря, прилегающих к устьям рек, где мидия уже не живет либо угнетена. Господствует митилястер в Азовском море на глубинах 7–9 м, проникает даже в западную часть Таганрогского залива, тогда как мидия до недавнего осолонения этого моря лишь изредка встречалась в зонах наибольшего влияния черноморских вод.

Для Каспийского моря нижняя граница солености распространения митилястера составляет 10‰ (Зевина, 1972), оптимальный для этого вида диапазон солености оценивают величинами 12–20‰ (Дрегольская, 1901; Шорыгин, Карневич, 1948).

Черноморская мидия, как упоминалось, не выдерживает понижения солёности, приемлемого для митилистера, хотя обитает и при 10‰ (приблизительно такая величина наблюдается в местообитаниях мидии в Варненском озере, устье р.Ропотамо, на Железинской банке Азовского моря). Точный нижний предел солёности для черноморских мидии и митилистера указать труднее. По-видимому, митилистер несколько ближе подходит к универсальному для морских эвригалинных животных барьеру 5–8 ‰.

Эксперименты по воздействию разной солёности на те или иные процессы у митилид помогают уточнить скорее оптимум, чем границы существования в водоемах (Хлебович, 1974). Так, *M.edulis* из Кандалакшского залива Белого моря в опытах угнетается при солёности менее 12–13‰. Время выживания спермиев этого вида резко сокращается при солёности ниже 8‰. При 5 ‰ прекращается фильтрация воды у *M.edulis* из Балтийского моря, а при 5–8‰ – мерцательная активность жабр. В то же время *M.edulis* встречается в Балтийском море при солёности, доходящей до 3–5‰, и в устьях рек Белого моря. Это объясняется способностью мидий относительно долго переносить неблагоприятные условия. В частности, в устьях рек, впадающих в приливные моря, мидии смыканием створок обеспечивают сохранение внутренней среды на период отлива, когда моллюски находятся в сильно опресненной воде (Хлебович, 1974).

Данные по *M.edulis* показывают, что популяции из разных частей ареала имеют несовпадающий оптимум солёности (Невесская, 1965). Поэтому сведения об эвригалинности *M.edulis* и *M.galloprovincialis* из разных регионов не вносят уточнений в знания о реакции на солёность черноморской мидии.

В целом *M.edulis* более эвригалинный вид, чем *M.galloprovincialis*, что видно при сравнении данных по этим видам. Кроме того, у берегов Ирландии в местах с пониженной солёностью плотность поселений *M.galloprovincialis* уменьшается по сравнению с *M.edulis*, что подтверждает сделанный вывод (Seed, 1974).

Фазеолина и модиола адриатическая обитают в Черном море при относительно постоянной солёности, не встречаются в районах, подверженных опреснению. Эвригалинность этих видов, по-видимому, меньше, чем у мидии и митилистера.

1.5. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ

Среди черноморских митилид наиболее крупным моллюском является мидия, достигающая длины 110 мм (очень редко встречаются особи длиной 115–120 мм). Модииола адриатическая имеет максимальные размеры 43–46 мм, фазеолина и митилистер – 24–25 мм.

Максимальный зарегистрированный возраст у черноморской ило-

вой мидии достигает 28 лет (Щурова, 1986); для скаловой мидии предельный установленный возраст вдвое ниже. У фазеолины отмечены особи в возрасте 12 лет, что, по-видимому, не является пределом. Наибольший возраст митилястера, по прежним определениям (Воробьев, 1949; Зевина, 1972) и нашим данным, не превышает 4 лет. Возрастной состав модиолы адриатической не исследован.

Все обсуждаемые моллюски раздельнополы. Мидия достигает половой зрелости при длине около 20 мм. Молодь весеннего оседания созревает к осени, осеннее поколение становится половозрелым следующей весной, т.е. в старшем возрасте. Митилястер достигает зрелости на первом году жизни.

Сезонная динамика размножения митилид в Черном море связана как с особенностями реакции каждого вида на температуру, так и с термическим режимом различных местобитаний. У фазеолины, обитающей при постоянной в течение всего года температуре воды, нерест круглогодичный. У иловой мидии, испытывающей на глубинах 45–50 м минимальные сезонные изменения температуры, наблюдаются две вспышки нереста — весенняя и осенняя, сроки которых довольно стабильны от года к году. На меньших глубинах сильно сказываются межгодовые различия в сезонном ходе температур, отчего 2–3 массовые вспышки нереста скаловой мидии могут значительно смещаться во времени, хотя типичными являются весенний и осенний максимумы размножения. Митилястер размножается в летний период.

Плодовитость митилид высока. Самка митилястера за год выметывает до нескольких сот тысяч яиц. Абсолютная плодовитость (число яиц за один период размножения) у крупных мидий достигает 2–6 млн яиц (Иванов и др., 1989).

Оплодотворение у мидии и митилястера наружное, личинки развиваются в планктоне, имея поначалу положительный фототаксис. Личинки других митилид в Черном море не изучены. Ареалы оседания моллюди митилид гораздо шире, чем площади, на которых моллюски выживают длительное время и способны к росту. Еще меньше площади поселений размножающихся особей. Границы соответствующих зон и типы местообитаний определяются режимом солености, температуры, состоянием кормовой базы и характером субстрата.

Осевшая на субстрат молодь прикрепляется с помощью биссуса. Условия дальнейшего выживания различны на скальных субстратах, талломах макрофитов, галечнике, рыхлых грунтах (песках, илах). На рыхлых грунтах малых глубин и галечнике митилиды существовать не могут из-за губительного воздействия повышенной гидродинамической активности воды. При штормах, особенно частых и сильных зимой, перемещение гальки, песка, ила приводит к гибели моллюсков эпифауны, в частности митилид. Поэтому в этих местообитаниях встречаются лишь временные поселения осевшей молодежи митилид.

Изложенное объясняет резко выраженный минимум биомассы ми-

тилид в Черном море на глубинах 10–25 м (см. рис. 1). В этой зоне скальные субстраты уже малочисленны, а волновое воздействие на грунты еще значительное.

С дальнейшим увеличением глубины большое значение приобретает гранулометрический состав рыхлых грунтов, создающий широкий спектр типов грунта, от плотного ракушечника до полужидкого ила с рыхлым поверхностным слоем хлопьевидного детрита. Приспособленные к жизни в условиях, когда тело поднято над поверхностью грунта, митилиды сталкиваются с необходимостью противостоять погружению в ил.

Иловая мидия, вопреки названию, не выносит сильного заиления. Адаптациями мидий к возрастанию доли мелких фракций в грунте являются: уменьшение плотности тела за счет изменения формы и толщины створок раковины, объединение особей с помощью биссуса в группы, повышающие общую площадь опоры на грунт. Наконец, скажется и выносливость мидий к дефициту кислорода, который по мере роста заиленности наблюдается чаще и продолжительнее.

Перечисленные адаптации обеспечивают мидиям способность выживания при некоторой заиленности грунта. Но более приспособленной к жизни на илах, в том числе жидких, является фазеолина. Сошлемся здесь на такую дополнительную адаптацию фазеолины, как наличие относительно длинных волосков, образуемых периостракумом раковины и увеличивающих "парусность" моллюска при обитании на жидких илах. Частичное погружение в ил, кстати, характерно для фазеолины и не угнетает ее жизнедеятельность.

Все митилиды — типичные фильтраторы, потребляющие мелкий планктон и взвешенный детрит, осветляющие при этом придонные слои воды от взвеси. Особенности крупномасштабного распределения обитающих на рыхлых грунтах иловой мидии, фазеолины и модиолы адриатической, по-видимому, связаны с локальным своеобразием седиментационного процесса взвеси в разных районах. Но этот вопрос для Черного моря пока не исследован. В то же время имеются данные об определенной связи сроков нереста и скорости роста черноморской мидии не только с сезонным ходом температуры, но и динамикой численности мелкого фитопланктона — важного источника пищи митилид.

Биоценотическая роль митилид особенно велика именно в Черном море, учитывая уникальное их развитие на всех глубинах до сероводородной зоны. Все четыре обсуждаемых вида являются доминирующими по биомассе на больших или меньших площадях дна в зонах своих массовых поселений.

Несомненно большая эдификаторная роль митилид на соответствующих участках. Моллюски оказывают влияние на состав и структуру верхнего слоя осадка, выделяя фекалии и псевдофекалии, сами служат элементами микрорельефа дна, дополнительным жестким субстратом и укрытием для мейо- и макробентоса. В процессе фильтрации боль-

ших объемов воды митилиды меняют содержание взвеси в придонном слое и служат генератором добавочной турбулентности. При большом проективном покрытии дна они образуют сплошной верхний ярус макробентоса, перехватывая взвешенную пищу у фильтраторов из других ярусов. На участках, где митилиды распределены друзами, гнездами и более крупными пятнами, увеличивается неоднородность местообитаний для более мелких организмов.

Биомасса бентоса в Черном море наиболее велика в сообществах скаловой и иловой мидий — наиболее крупного вида митилид. Но, учитывая обширность общей площади морского дна, занятого сообществом фазеолины, нужно согласиться с ранними исследователями черноморского бентоса, подчеркивавшими, что по суммарной численности и занимаемому пространству она — самый распространенный здесь представитель макробентоса.

Таким образом, с точки зрения специалистов по бентосу, Черное море можно считать морем митилид.

ГЛАВА 2

МОРФОЛОГИЯ И МОРФОМЕТРИЯ МИТИЛИД

В ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОМ И ЭКОЛОГИЧЕСКОМ АСПЕКТАХ

2.1. ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ

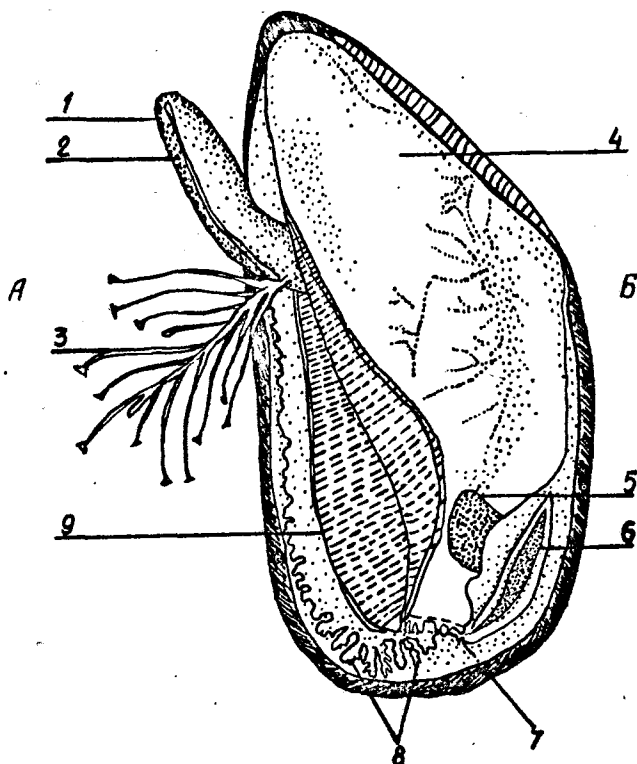
Морфология многих двустворчатых моллюсков описана в литературе достаточно детально. Основные отличительные признаки семейства митилид, родов и видов приведены в определителях (Милешевич, 1916; Невеская, 1963; Скарлато, Старобогатов, 1972). Помимо давнего монографического описания морфологии *Mytilus* (White, 1937), следует отметить строение мидии Грея (Иванов, 1983).

Дублировать в деталях широко известные сведения по общей морфологии митилид нет необходимости. Поэтому остановимся на особенностях строения черноморских представителей семейства, которые не только дополняют информацию о видовых различиях, но позволяют вскрыть функциональную и экологическую обусловленность морфологических вариаций, их адаптивный характер. Следовательно, упор делается на вопросы функциональной морфологии в тесной связи с конкретными условиями существования отдельных популяций, точнее — поселений из разных местообитаний.

Морфологические особенности моллюсков, как и других животных, тесно связаны с их возрастом и размерами в пределах каждой стадии жизненного цикла. Поэтому экологические и функциональные аспекты строения митилид рассматриваются, когда это возможно, с учетом размерно-возрастных изменений признаков, аллометрических соотношений в организме.

Исследованиями не удалось равномерно охватить все стороны внешнего и внутреннего строения у разных видов черноморских митилид. В то же время в главе содержится много новых, впервые публикуемых сведений.

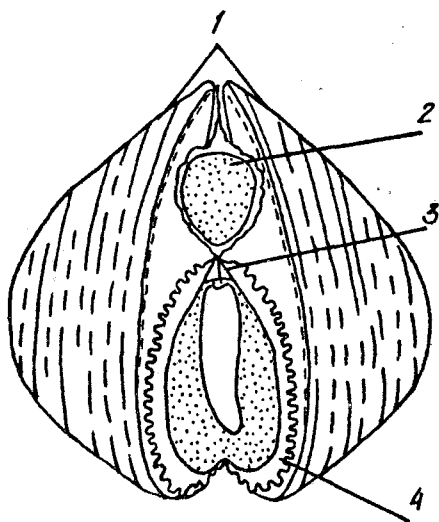
Настоящий вводный раздел завершим общим морфологическим описанием митилид, используя преимущественно сведения, полученные при исследованиях черноморских видов. Для них, как и для всего семейства, характерна равностворчатая неравносторонняя раковина с макушкой, сдвинутой на передний суженный край. У мидии и митилистера во взрослом состоянии передний край не выражен, макушки расположены терминально. Замок в значительной мере редуцирован, отсутствует (*Modiolus*) или представлен несколькими зубовидными выступами под макушкой на брюшном (*Mytilus*) или спинном (*Mytilaster*) крае. Створки соединены в спинной части наружным лигаментом



Р и с. 2. *Mytilus galloprovincialis* с удаленной левой створкой: А — Брюшная сторона, Б — спинная сторона; 1 — нога, 2 — педальная борозда, 3 — биссус, 4 — левая доля мантии, 5 — задний мускул-аддуктор, 6 — выводной сифон, 7 — бранхиальная мембрана, 8 — свободные края мантии, 9 — жабры

опистодонтного типа. Эластичный лигамент, как известно, является антагонистом двух мускулов-замыкателей (аддукторов), места прикрепления которых (мускульные отпечатки) видны на внутренней поверхности створок. Небольшой передний мускульный отпечаток расположен вблизи макушки. Задний мускульный отпечаток у мидии и митилястера крупный, двойной. Здесь соединены округлый отпечаток заднего аддуктора и вытянутый отпечаток ретрактора ноги. У модиолы и фазеолыны он выражен слабо.

Нога у митилид небольшая, пальцевидная, мало используется для перемещения взрослыми моллюсками. Снижение локомоторной функции у митилид сопровождается значительным усилением другой функции ноги, а именно производства биссуса. Постериорно вдоль всей ноги тянется глубокая борозда. Проксимально она начинается отверстием, из которого выходит биссусный ствол (рис. 2), дистально борозда



Р и с. 3. *M. galloprovincialis* — вид сзади: 1 — приоткрытые створки, 2 — выводной сифон, 3 — бранхиальная мембрана, 4 — вводная щель

ку — бранхиальную мембрану (рис. 3). Выше этой мембраны остается небольшое отверстие — подобие выводного сифона. Фильтрируемая моллюском вода попадает в полость через большое щелевидное отверстие между краями мантии, расположенное ниже бранхиальной мембраны.

Дыхание у митилид осуществляется при участии не только жабр, но и других внутренних поверхностей (White, 1937). Вода засасывается, как и у всех двустворок, благодаря работе мерцательного эпителия, выстилающего жабры (ктенидии) и околоротовые лопасти. Являясь представителями отряда нитежаберных (*Filibranchia*), митилиды имеют характерное для этих моллюсков строение жабр. По бокам основания ноги в мантийной полости лежит по двоякоперистому ктенидию, состоящему из общей оси и двух рядов боковых жаберных нитей. Жаберные нити очень длинные, они свешиваются вниз, затем загибаются вверх. В отличие от других представителей этого отряда у митилид нисходящие и восходящие участки жаберных нитей соединяются перемычками из соединительной ткани. Ктенидии играют большую роль и в питании пластинчатожаберных моллюсков, являясь не только основной частью вододвижущего аппарата, но и участвуя в фильтрации взвеси, сортировке частиц, их перемещении по довольно сложному пути к ротовому отверстию (Алимов, 1981). В деталях изучено перемещение частиц у мидий (White, 1937; Миронов, 1948).

оканчивается округлой ямкой. Последняя играет роль присоски, с помощью которой моллюск фиксирует ногу на субстрате.

Биссусный ствол у мидий достигает большой длины. От частоты образования мидией новых нитей в разные периоды времени зависит густота расположения их на различных участках ствола. Биссусный ствол с нитями у митилид не препятствует смыканию створок, выходя наружу сквозь слабое зияние раковины на брюшном крае. В связи с развитием биссальной щели брюшной край раковины, как правило, слегка изогнут.

Мантия у митилид сзади срастается, образуя перемычку

Отсортированные пищевые частицы, в конечном счете, попадают в пищеварительный канал, фекалии выделяются наружу через выводное отверстие в мантии. Несъедобные частицы перемещаются мимо рта в виде правого и левого слизистых жгутов, сливаются вблизи бронхиальной мембраны и выталкиваются непосредственно под ней наружу в виде жгута. Эти псевдофекалии выводятся, следовательно, через входную щель вододвижущей системы моллюска. Псевдофекалии обильны при большом содержании взвеси в воде, образуют длинные жгуты округлого сечения, либо хлопьевидную массу неопределенных очертаний. Фекальные ленты уплощены и не бывают очень длинными.

Гонады митилид не имеют определенной формы и отличаются тем, что в период созревания моллюсков проникают в различные ткани и органы животного. Генеративная ткань в виде массы разветвленных трубок в этот период в значительной мере заполняет мантийные лопасти, располагается между внутренними органами, проникает в соединительные ткани.

2.2. РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ АЛЛОМЕТРИЯ

Тесная связь массы с размерами животных хорошо известна и описывается с помощью степенных уравнений. По мере роста происходит закономерное изменение пропорций организма. Поэтому анализ экологической изменчивости морфологии митилид желателно проводить после выяснения основных черт размерно-возрастной аллометрии. Однако приходится учитывать, что сами аллометрические отношения тоже экологически обусловлены.

Морфологический анализ черноморских мидий проводился многими авторами в разных целях. Аллометрические показатели обнаруживают заметную вариабельность. Частично она объясняется различиями в методических процедурах и в характере выборок. Но очевидно также влияние времени отбора проб и местообитания.

Общая масса моллюсков, соотношение массы основных частей тела заметно меняются при одинаковых размерах в зависимости от условий питания, состояния гонад. В разных местообитаниях моллюски одного размера могут существенно отличаться по возрасту, следовательно — по морфологическим особенностям. Особенности местообитания (гидродинамический режим, характер субстрата) влияют на форму раковины и линейные пропорции, на толщину и массу створок и другие соотношения. Поэтому трудно указать параметры аллометрических уравнений, отражающих "норму" для каждого вида. Скорее каждая из полученных зависимостей требует конкретной привязки по месту и времени, так что вид можно охарактеризовать лишь с помощью некоторых усредненных аллометрических параметров.

Аллометрические отношения описывают с помощью степенных уравнений вида $y = ax^b$, где x — длина раковины моллюска, либо его

масса; y — исследуемый признак; a, b — постоянные. Именно величина последних определяет характер различий сравниваемых видов или внутривидовых экологических групп по изучаемому признаку. Чтобы не загромождать текст однотипными формулами, будем приводить лишь значения параметров, из которых всегда a — значение y при $x = 1$, b — показатель степени аллометрического (степенного) уравнения. Биологический смысл y (исследуемого признака) и независимого признака x всегда оговаривается.

Для примера сошлемся на зависимость общей сырой массы (y , г) от длины раковины (x , см) для скаловой мидии из природных поселений района Севастополя. Разными исследователями получены следующие значения параметров: $a = 0,142$, $b = 2,77$ (Заика, Валовая, 1985); $a = 0,107$, $b = 2,78$ (Романова, 1990а). Показатель степени фактически совпал. Это означает, что на графике в логарифмических координатах аллометрическая зависимость в обоих случаях будет передаваться параллельными прямыми с одинаковым наклоном, но расположатся они на разных уровнях. Причиной расхождения могли оказаться различия в сезоне отбора проб, поскольку морфофизиологические признаки мидий существенно отличаются, например, в период гаметогенеза и в посленерестовой фазе.

Связь объема мидий (см^3) с их длиной (см), по нашим данным, описывается степенным уравнением с параметрами $a = 0,107$, $b = 2,88$. Сравнивая эту зависимость с предыдущей, получаем плотность ткани мидии — $1,1-1,2 \text{ г/см}^3$.

Площадь проекции створки на плоскость (соответствующая максимальной площади сечения) связана с длиной раковины мидии степенным уравнением при $a = 0,142$, $b = 1,942$. Эта зависимость полезна при оценке гидродинамической нагрузки на одиночную скаловую мидию в период волнения моря.

Площадь поверхности раковины мидии и длина связаны уравнением с параметрами $a = 0,956$, $b = 2,085$ (Михайлова и др., 1987).

По нашим материалам и данным других исследователей (Романова, 1990а), с увеличением размеров мидии несколько возрастает доля раковины в общей сырой массе моллюска — от 43–49 % при массе 2 г до 54–56 % при массе 30 г.

С увеличением размеров створок значительно возрастает их толщина, что и обуславливает обгоняющий рост массы раковины по отношению к общей массе. У иловой мидии длиной 40–50 мм толщина створки в средней ее части обычно равна 0,6–0,8 мм, при длине 75–85 мм она возрастает до 1,1–1,3 мм. Сухая масса мягких тканей составляет 18–20 % их сырой массы и 3,3–4,4 % общей сырой массы мидии.

У фазеолины зависимость общей сырой массы (г) от длины раковины (см) описывается уравнением с параметрами $a = 0,289$, $b = 2,69$. С увеличением размеров нарастание массы раковины, как и у мидии, обгоняет рост общей сырой массы. Но если у мидии на раковину в сред-

нем приходится 53 % общей сырой массы, то у обитающей на более мягких грунтах фазеолиты — 29 %. Впрочем, здесь сказывается в какой-то мере и разница в размерах взрослых моллюсков общих видов. Ведь и у мелкой мидии, как указывалось, доля раковины в общей массе моллюска ниже, чем у крупной.

Среднее отношение сырой массы мягких тканей к массе раковины у сравниваемых видов почти одинаковое: 42,2 % у мидии, 44,5 у фазеолиты. Отношение сырой массы мягких тканей к общей сырой массе моллюска в среднем составляет у мидии 22,3 %, у фазеолиты — только 12,7. На сухую массу мягких тканей приходится 20 % их сырой массы и 2,7 общей сырой массы фазеолиты, что близко к соответствующим величинам для мидии.

Зависимость общей массы митилястера от длины раковины, по данным для Каспийского моря (Иванова, 1969), передается степенным уравнением при $a = 0,189$, $b = 2,71$. Нами для митилястера из Черного моря (район бухты Ласпи) получены параметры $a = 0,17$, $b = 2,837 \pm 0,052$ (общая живая масса выражена в миллиграммах, длина — в миллиметрах). Аналогичное уравнение для сухой общей массы каспийского митилястера имеет параметры $a = 0,134$, $b = 2,41$ (Иванова, 1969). У черноморского митилястера исследовали зависимость от длины сухой общей массы моллюсков, обитающих на открытом побережье в районе мыса Феолент и в бухте Казачьей. Получены следующие показатели уравнения: $a = 0,096$, $b = 2,907 \pm 0,088$ (Феолент), $a = 0,078$, $b = 2,802 \pm 0,075$ (бухта Казачья). Для сравнения была исследована зависимость общей сухой массы от длины у митилястера из Азовского моря. В соответствующем уравнении $a = 0,0739$, $b = 2,565 \pm 0,047$. Видно, что моллюски этого вида из Азовского моря при той же длине раковины заметно легче, чем из Каспийского и разных районов Черного моря.

Исследования показали, что азовский митилястер отличается более тонкой раковиной. Толщина створки меняется с увеличением ее длины приблизительно линейно. У азовского митилястера — от 0,09 мм при длине 8 мм до 0,2 мм при длине 15 мм. У черноморского митилястера при возрастающей с размерами амплитуде вариаций моллюски длиной 8 мм имеют створку толщиной 0,25 мм, при длине 15 мм — в среднем 0,38 мм. Толщина створки азовского митилястера составляет 36–53 % таковой черноморских представителей этого вида. Возможно, эти различия объясняются тем, что в Азовском море исследована форма *mitilaster lineatus*, в Черном — типичный *lineatus* (см. разд. 2.3).

Изменение размеров митилида с возрастом рассматривается в связи с ростом моллюсков (см. разд. 4.2).

2.3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВНЕШНЕГО СТРОЕНИЯ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ МЕСТООБИТАНИЯ

О влиянии местообитания на внешнее строение митилид накоплено много разнообразных данных. Начнем с различий в достигаемых моллюсками предельных размерах, что может обуславливаться вариабельностью скорости роста, продолжительности жизни, либо обоих процессов одновременно.

При исследовании мидии из многих местообитаний (Драголи, 1966) моллюск наибольших предельных размеров найден на заиленном ракушечнике (глубина 12 м), наименьших — на филлофорном поле в северо-западной части Черного моря (глубина 35 м). В обоих случаях возраст моллюсков составлял 10 лет, то есть различия максимальных размеров объясняются разным темпом роста.

Митилиастер на донных растениях не достигает таких размеров, как на каменистых субстратах. Это наблюдается как в Черном море, так и в соединенном с ним каналом озере Донузлав. В последнем на цистозире и харе митилиастер имеет длину до 12 мм, тогда как на прибрежных скалах в Черном море достигает 23 мм. На устричнике в озере Донузлав обнаружены наиболее крупные особи митилиастера длиной до 27 мм. В обрастающих затонувших судов в Егорлыцком заливе найдены особи длиной до 30 мм (Сальский, 1962).

Отмечается тенденция увеличения размеров митилиастера в глубинной. Так, в Каркинитском заливе на глубинах 15–20 м встречаются лишь единичные особи этого вида, но длиной 20–25 мм. Увеличение размеров митилиастера с глубиной наблюдается и в Каспийском море (Зевина, 1972).

С увеличением глубины меняется и окраска раковины митилиастера — периостракум становится светлее. Такое изменение сопряжено с понижением освещенности. Последнее доказывается тем, что наиболее светлые митилиастеры встречаются в трубопроводах и среди друз на малых глубинах (Зевина, 1972).

Преобладание черно-фиолетовых мидий в прибойной зоне и коричневых — на илах, т.е. в более глубоких местообитаниях, известно издавна (Милашевич, 1916). Обратим внимание на данные о прямой зависимости окраски мидии, как и митилиастера, от уровня солнечной радиации, на что указывал А.Л. Драголи (1966). По его наблюдениям резкое уменьшение процента мидий с черно-фиолетовой окраской периостракума и соответственно рост доли коричневых особей происходит на глубине 10–11 м. В то же время у моллюсков из плотных щеток со свай из приповерхностного слоя воды синий пигмент отсутствует на брюшной стороне створок, обращенной к субстрату и поэтому наиболее затененной. Делается оговорка, что среди мидий прибойной зоны встречаются и особи, полностью лишенные синего пигмента. Наконец,

отмечено интересное явление общего ослабления пигментации у мидий, обитающих в зарослях филлофоры.

Экспериментально показано (Лебедев, 1959, 1984), что после переноса светло-коричневых мидий с глубин 30–80 м на 0,5–6,0, окраска вновь прирастающего края раковины оказывается черно-фиолетовой. В садках с филлофорой, выставленных в море в районе Геленджика, после 100-суточной экспозиции проверили окраску осевших мидий, достигших длины 8–13 мм (Сагайдачный, Лучина, 1987). Черно-фиолетовых было 5, бурых 53, светло-коричневых 42 %. Среди одновременно обследованных особей с причала соотношение было совершенно иным — 84, 6 и 12 % соответственно.

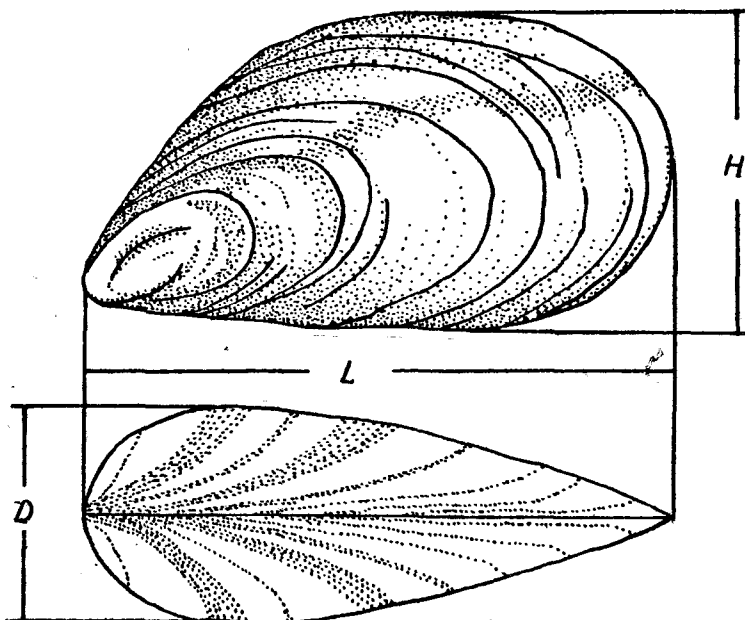
Несомненно, что в большинстве приведенных материалов (если не во всех случаях) дифференциальное выживание осевшей молоди разной окраски не играло роли. Объяснением особенностей пигментации может служить лишь способность мидий и митилястеров непосредственно реагировать на условия освещения выработкой разных пигментов в определенных соотношениях. Впрочем, как способность людей белой расы загорать на солнце не исключает необходимости выделения желтой и черной рас, так и приведенные данные о способности митилид адаптивно менять окраску раковины не препятствуют поискам существования генетически закрепленных рас той или иной преобладающей окраски.

Форма и пропорции раковины у митилид также меняются в зависимости от условий обитания. В работе А.Л. Драголи (1966) по мидии подчеркивается, что амплитуда изменчивости различных признаков велика и сходна у моллюсков каждой большой выборки. Тем не менее удается выявить тенденции преобладания тех или иных морфологических особенностей в определенных типах местообитаний.

У иловой мидии раковина обычно более вытянутая, брюшной и спинной края относительно параллельны. С увеличением глубины створки иловой мидии постепенно сужаются и уплощаются, что заметно на моллюсках длиной 30–35 мм. По-видимому, это связано с повышением влажности грунта, ростом доли илистой фракции. На илистом грунте мидии, как правило, погружены передним концом в грунт. Для захвата воды им приходится широко открывать створки и вытягивать края мантии как можно дальше. Соответственно усиливается и прирост раковины в длину.

Мидии в разреженных поселениях на твердых субстратах обращены к грунту брюшной стороной. Они хорошо оmyваются водой, особенно по дорзальному краю, и образуют плоские высокие раковины (если не воздействует прибой). Длительные эксперименты в аквариуме показали, что на скальном и песчаном грунте, по сравнению с илистым, существенно повышается также прирост раковины мидии в толщину.

Такой признак, как загиб макушки раковины, тоже чаще наблю-



Р и с. 4. Схема измерений раковины митиляд:
 L – длина, H – высота, D – ширина

дался у мидий с твердого и неровного субстрата. Это может быть связано с тем, что моллюски из прибойных местообитаний, подтягиваясь на нитях биссуса, прижимаются к субстрату. При этом основную нагрузку несут вентральные края мантии. У биссусной щели эти края поджимаются, в результате чего образуется крючковидная раковина, брюшная сторона которой вогнута в районе биссальной щели.

У митилястера внимание исследователей неоднократно привлекали морфологические различия поверхности раковины, служившие одним из оснований для таксономического дробления вида. В отличие от *M. lineatus*, имеющего морщинистую скульптуру на поверхности раковины, моллюски с гладкой поверхностью получили название *M. monterosatoi*. Они отличаются также трапециевидной формой раковины (спинной край параллелен брюшному). Раковина тонкая, покрыта блестящим эпидермисом (Милашевич, 1916). Не вдаваясь в вопрос о ранге этих форм, следует отметить, что первая из них приурочена к обычной черноморской солености, вторая встречается в опресненных участках, например, в Азовском море, Варненском озере (Кънева-Абаджиева, 1960; Лебедев, 1984). Указывается, что эти моллюски в тех же экологических условиях обитали и в Карангатском бассейне (Невесская, 1965).

Т а б л и ц а 1. Параметры уравнений зависимости сухой общей массы (W , мг), высоты (H , мм) и ширины (D , мм) от длины раковины (L , мм) митилястера из разных районов

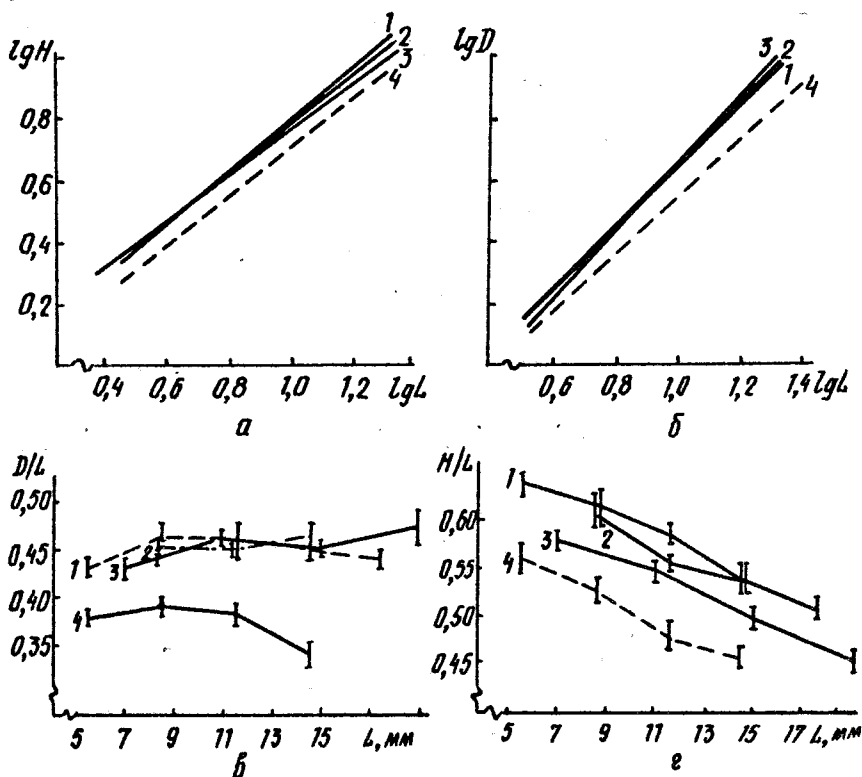
Район	$W = aL^b$		$H = aL^b$		$D = aL^b$	
	a	b	a	b	a	b
Черное море						
бухта Артиллерийская	—	—	1,076	$0,712 \pm 0,018$	0,365	$1,084 \pm 0,018$
бухта Ласпи	—	—	0,996	$0,774 \pm 0,026$	0,446	$1,000 \pm 0,027$
мыс Феолент	0,096	$2,907 \pm 0,088$	0,922	$0,796 \pm 0,029$	0,468	$1,017 \pm 0,036$
Азовское море	0,074	$2,565 \pm 0,047$	0,820	$0,789 \pm 0,018$	0,426	$0,946 \pm 0,029$
Каспийское море	0,134	2,41	0,805	0,80	0,488	0,91

Однако следует отметить, что в то время, как в целом для Азовского моря описана гладкая форма митилястера, в дельте Дона, явно распресненном участке, — скульптурированная (Милашевич, 1916). По мнению Л.А.Невесской (1965), форма раковины не связана со скульптурой и не зависит от условий обитания.

В нашем распоряжении были сборы моллюсков из Азовского моря и из разных районов Крымского побережья Черного моря. Первые были представлены только гладкими, вторые — скульптурированными формами. Анализ морфологических показателей выявил различия в форме раковин этих моллюсков (Валовая, 1984). На основании измерений длины, высоты и ширины раковины (рис. 4) рассчитали уравнения зависимости высоты и ширины раковины от длины (табл. 1). Отличия между черноморским и азовским митилястером оказались больше, чем между черноморскими моллюсками из разных местообитаний. При одной и той же длине высота и ширина раковины азовского митилястера меньше, чем у черноморского (рис. 5, а). Как уже указывалось (см. разд. 2.2), есть также различия в массе и толщине створок этих моллюсков. Приведенные для сравнения данные по каспийскому митилястеру (Иванова, 1969) свидетельствуют о том, что его форма ближе к азовской, чем к черноморской. Как известно (Невесская, 1965), в Каспийском море обитает форма с гладкой поверхностью раковины.

Средние значения соотношений длины, высоты и ширины раковины моллюсков из Черного и Азовского морей также отличаются (табл. 2). Наибольшие различия отмечены во фронтальной кривизне раковин. Детальный анализ средних значений саггитальной кривизны и степени вытянутости раковины для разных размерных групп моллюсков показал отличие по этим показателям азовского и черноморского митилястера (рис. 5, б).

Таким образом, для митилястера, обитающего в разных экологических условиях, характерна раковина, различающаяся по многим параметрам, среди которых такие изменчивые показатели, как форма,



Р и с. 5. Соотношение высоты (а), ширины (б), саггитальной кривизны (в) и степени вытянутости раковины (г) с ее длиной у митилястера из Черного (1, 2, 3) и Азовского морей (4)

толщина, масса, а также более консервативный показатель — скульптура поверхности раковины.

Возвращаясь к вопросу о систематическом ранге исследуемых форм митилястера, необходимо отметить следующее. Поскольку изученные нами популяции митилястера в Черном и Азовском морях пространственно разобщены, то обнаруженные различия в форме и скульптуре раковины могут быть обусловлены влиянием разных условий среды. Только совместное обитание различающихся форм может дать основание для выводов об их видовой обособленности. Такие сведения (Арнольди, 1949) имеются для Каркинитского залива Черного моря. В его мелководной части выделен биоценоз *M.monterosatoi*, обитающего на морских травах. В этом сообществе единично встречается *M.lineatus*. В биоценозе устричника одной из руководящих форм является *M.lineatus*, а *M.monterosatoi* редок. В то же время при исследованиях на Южном берегу Крыма (Арнольди, 1941) обнаружена, как и нами, лишь одна форма митилястера — *M.lineatus*.

Т а б л и ц а 2. Средние значения показателей формы раковины митилястера из разных районов

Район	Количество измерений	Вытянутость раковины	Саггитальная кривизна	Фронтальная кривизна
		H/L	D/L	D/H
Черное море				
бухта Ласпи	93	$0,57 \pm 0,01$	$0,45 \pm 0,01$	$0,79 \pm 0,02$
мыс Феолент	73	$0,57 \pm 0,01$	$0,45 \pm 0,01$	$0,80 \pm 0,02$
бухта Артиллерийская	103	$0,53 \pm 0,01$	$0,45 \pm 0,01$	$0,86 \pm 0,02$
Азовское море	100	$0,52 \pm 0,01$	$0,38 \pm 0,01$	$0,73 \pm 0,02$

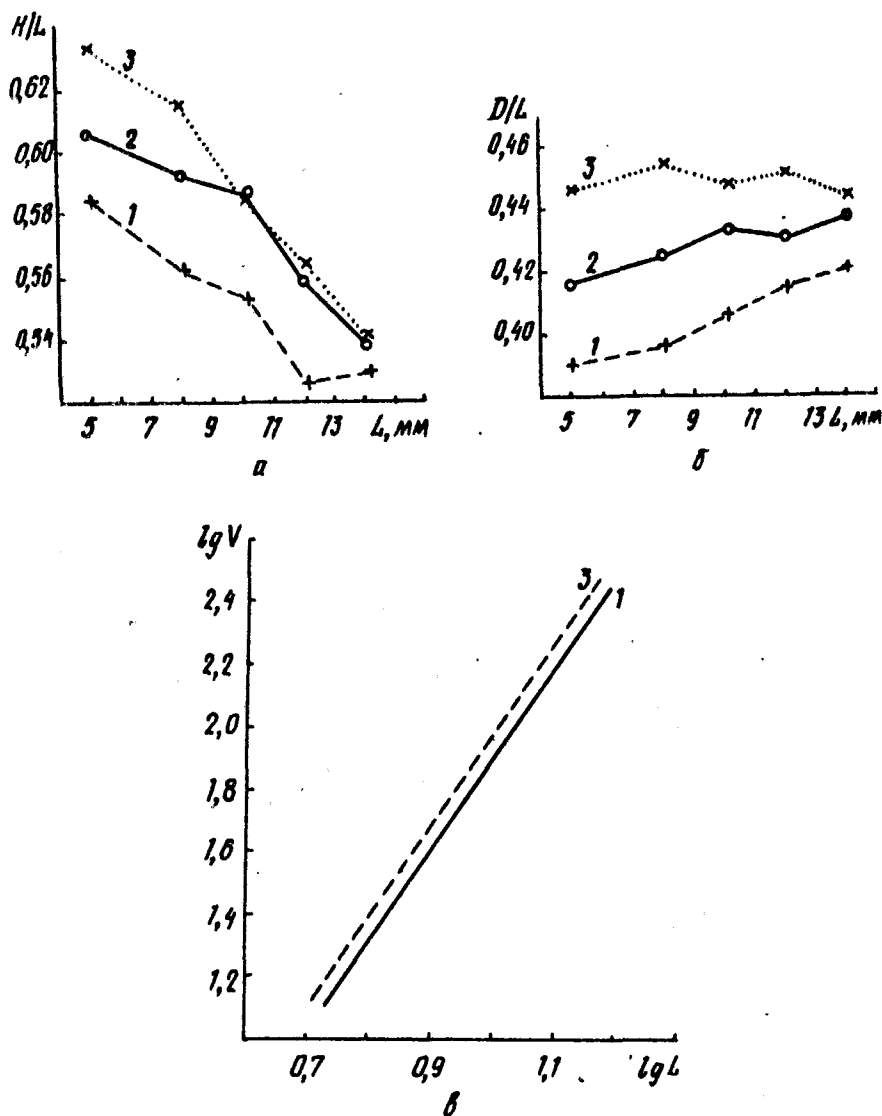
Учитывая все приведенные сведения, вопрос о систематическом ранге форм митилястера в Азово-Черноморском бассейне, по-видимому, нельзя считать решенным. Необходимы дополнительные исследования.

Относительно формы раковины отмечалось, что митилястер из прибойной зоны более округлый (Зевина, 1972). По другим сведениям у митилястера из разных мест длиной до 10 мм не наблюдаются различия в форме, а позже он становится более удлинённым в зоне прибоя (Gomoiu, Tiganus, 1976).

Разные выводы могут объясняться степенью детальности статистического анализа и учета сопутствующих факторов. В последние годы изучены большие выборки с измерением длины (L), высоты (H) и ширины (D) раковин митилястера разных размеров и статистическим анализом соотношений этих признаков, их сочетаний. Кластерный анализ позволил объединить их в три группы, различающиеся по характеру соответствующих местообитаний. В разные группы попали моллюски из мест со слабым и сильным воздействием прибоя, третью (промежуточную) группу составили митилястеры из друзей мидии.

Дискриминантный анализ показал, что группы наиболее сильно различаются по значению коэффициента $(H+D)/L$, имеющему в их пределах минимальное варьирование. При этом в отличие от прежних заключений (Gomoiu, Tiganus, 1976) наибольшие различия между обсуждаемыми группами отмечены для моллюсков длиной 3,5--9,4 мм, тогда как у митилястера длиннее 9,5 мм сглаживаются.

Средние значения коэффициентов H/L и D/L , а также результаты измерения объема раковины митилястера прямым методом (рис. 6) свидетельствуют, что моллюски из прибойных местообитаний имеют более округлую раковину. В таких местообитаниях, судя по материалу из районов Ласпи, Карадага, митилястер формирует плотные щетки, толщина которых соответствует длине моллюсков, обращенных макушками к субстрату. По-видимому, физическое давление соседних особей может способствовать относительному удлинению раковины, но воздействие прибоя вызывает уменьшение толщины щетки. Следо-



Р и с. 6. Соотношение степени вытянутости раковины (а), саггитальной кривизны (б) и объема (в) с длиной раковины у митилястера из разных биотопов: 1 — моллюски из бухты, 2 — из друз мидий, 3 — из прибойной зоны

вательно, прибой оказывается более важным фактором, определяющим относительное замедление роста митилястеров в длину.

В местах с пониженной волновой активностью (в кутовой части

Т а б л и ц а 3. Статистика общего анализа морфометрических коэффициентов раковины фазеолины

Коэффициент	Среднее значение	Стандартное отклонение	Коэффициент вариации
H/L	0,633	0,027	0,042
D/L	0,484	0,039	0,080
$(H + D)/L$	1,117	0,045	0,041

бухт Стрелецкой, Казачьей, на бухах вдали от берега) митилястер образует рыхлые щетки. Если волновое давление влияет на толщину щетки, то при этом тормозится рост митилястера в высоту. В то же время рост длины не тормозится соседними особями ввиду меньшей плотности поселения. Раковина моллюсков оказывается более вытянутой, что характерно и для одиночно растущих митилястеров, вне щеток. Эти различия в длине моллюсков из разных местообитаний при одинаковом возрасте следует учитывать и при анализе размерно-возрастных отношений.

В ходе онтогенеза (в размерных классах митилястера) также наблюдаются некоторые изменения в пропорциях раковины, что показывает анализ трех биотопических групп. Но влияние местообитаний перекрывает возрастную аллометрию формы, как упоминалось, до размеров 9,4 мм.

В пределах групп из мест со слабым волновым действием и из друз мидий отношение D/L показывает небольшое увеличение с возрастом размера, что можно считать нормой для вида. Но в прибойных местообитаниях у моллюсков, не прикрытых мидией, отношение D/L остается постоянным.

Аналогичное по методам и измеряемым показателям исследование выполнено на фазеолине. В объединенной выборке ($N = 372$ экз.) наименее вариабельным оказался относительный рост раковины в высоту (табл. 3).

Многомерный анализ по отдельным выборкам привел к выделению двух групп моллюсков: с глубин до и более 90 м. Различие между группами оказалось существенным, особенно по коэффициенту H/L . Средние значения этого коэффициента, при длине фазеолины около 8 мм, составляли 0,625 и 0,643 для групп с глубин до и более 90 м соответственно. Таким образом, на участке поясного сообщества фазеолины от его центра (по глубине) и до нижней границы раковина этого моллюска отличается относительно большей высотой, а следовательно, и большей площадью проекции створок. Специальные измерения показали (см. разд. 2.4), что отношение площади жабр к площади створок у фазеолины постоянно независимо от глубины. Это означает, что на глубине более 90 м с увеличением относительной площади створок растет и площадь жабр. По-видимому, это компенсирует возникающий с приближением к сероводородной зоне дефицит кислорода. Остается неяс-

ным, меняется ли в обсуждаемом диапазоне глубин концентрация пищи фазеолины и может ли изменение относительной площади створок быть связанным также с задачей удержания на поверхности субстрата.

2.4. ЭЛЕМЕНТЫ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ

Информация о внутреннем строении черноморских митилид, позволяющая вести обсуждение в сравнительном плане и под углом зрения адаптации моллюсков к условиям среды, ограничивается недавно полученными данными об относительном развитии заднего аддуктора и жаберного аппарата. С учетом размеров моллюсков измеряли площадь жабр и площадь отпечатка аддуктора.

Створки раковины соединены эластичным лигаментом, длина которого составляет у митилистера до $1/2$, у мидии и фазеолины — до $1/3$ длины раковины (Скарлато, Старобогатов, 1972). Лигамент помогает раковинному замку предотвращать сдвиг створок в саггитальной плоскости (Yonge, 1982), но главная его функция — раскрывание створок.

Функциональными антагонистами лигамента являются аддукторы (мускулы-замыкатели). Сокращение переднего и заднего аддукторов раковины вызывает смыкание створок, этими мускулами регулируется то или иное раскрытие моллюска. У больной, погибающей особи прекращается нормальная работа аддукторов. Моллюск перестает захлопывать створки при механическом раздражении. Наконец, не сдерживаемые мускулами створки широко раскрываются под действием лигамента, как и при перерезании аддукторов.

Сведения о том, что у *M. galloprovincialis* аддукторы сильнее развиты у моллюсков из прибойной зоны (List, 1960), послужили основанием для исследования площади сечения заднего аддуктора по отношению к площади проекции раковины черноморских митилид. Измеряли также длину лигамента по отношению к длине раковины.

Установлено, что относительная площадь сечения заднего аддуктора с возрастом не изменяется у всех видов черноморских митилид. Однако на фоне размерно-возрастной изометрии выявляются различия в относительном развитии аддуктора как между видами, так и внутри вида, у моллюсков из разных местообитаний.

Относительная площадь сечения аддуктора (отношение площади сечения аддуктора к площади проекции створки) значительно отличается, например, у скаловой ($0,043 \pm 0,006$) и иловой ($0,027 \pm 0,004$) мидий. В целом исследованные моллюски по степени развития заднего аддуктора ранжируются в последовательности, явно связанной с изменением глубины обитания и степени гидродинамического воздействия на моллюсков. Отношение длины лигамента к длине створки меняется приблизительно в аналогичной последовательности (табл. 4).

Таким образом, морфологические структуры, открывающие и закрывающие створки раковины митилид, развиваются тем сильнее, чем

Т а б л и ц а 4. Относительная площадь сечения заднего аддуктора (S) и относительная длина лигамента (L) у митилид

Митилиды	S	L
Митилистер с открытого побережья	0,055	0,46–0,51
Мидия скаловая	0,043	0,51
Митилистер из бухт	0,040	0,29–0,35
Мидия иловая	0,027	0,38
Модиола адриатическая	0,023	0,38
Фазеолина с глубины 50 м	0,017	0,20–0,24
Фазеолина с глубины 150 м	0,012	0,17–0,21

больше моллюски подвержены волновому воздействию. Этот экологический фактор оказывается ведущим, перекрывает межвидовые различия обсуждаемых признаков.

При анализе этой зависимости следует учесть, что у митилистера и скаловой мидии из прибойной зоны развиваются более массивные створки по сравнению с представителями тех же и других видов из затишных прибрежных местообитаний и с больших глубин. Для удержания более массивных створок в нужном положении, их раскрытия и закрытия необходимы более значительные усилия. Это также определяет большее развитие лигамента и аддукторов. Дополнительная нагрузка на лигамент возникает в этих местообитаниях из-за образования плотных щеток и друз моллюсков, требующих больших усилий при раскрытии створок, стесненных соседними особями.

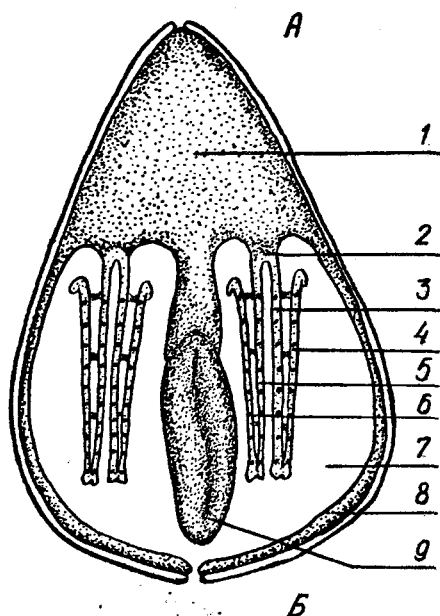
Замок раковины развит у митилистера несколько лучше, чем у мидии. Возможно, в связи с этим мидия нуждается в более мощном лигаменте для предотвращения смещений створок в саггитальной плоскости. Во всяком случае если относительная площадь аддуктора у митилистера больше, чем у мидии из аналогичных местообитаний, то относительная длина лигамента больше у мидии.

Экологические аспекты строения жаберного аппарата моллюсков-фильтраторов интересны в связи с его вододвигущей функцией, обеспечивающей как дыхание, так и питание. Ток воды зависит от размеров вододвигущего аппарата (Jorgensen, 1966), в частности от площади жаберной поверхности (Алимов, 1969).

Известны примеры влияния условий обитания на размеры жабр, у моллюсков евтрофных районов они меньше, чем у обитателей олиготрофных вод (Yonge, 1951; Алимов, 1981).

Площадь жаберной поверхности считают пропорциональной массе тела животного (Санина, 1975; Кузнецов и др., 1980). Ее размеры меняются за счет изменения общего числа и длины жаберных филamentos, тогда как расстояние между жаберными нитями при росте моллюска остается неизменным (Vahl, 1973).

Левая и правая жабры митилид состоят из двух полужабр каждая (рис.7). Полужабры слагаются из двух пластинок, составленных из нисходящего и восходящего колен жаберных филamentos. Жаберные нити



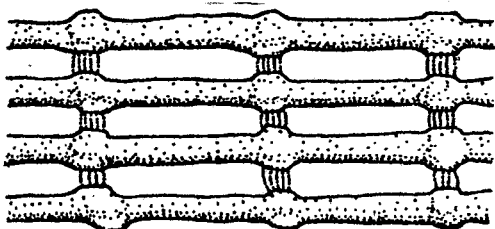
Р и с. 7. Схематический поперечный срез мидии, показывающий расположение жабр: А – спинная сторона, Б – брюшная сторона; 1 – висцеральная масса, 2 – жаберная ось, 3 – нисходящая ветвь, 4 – восходящая ветвь наружной полужабры, 5 – нисходящая ветвь, 6 – восходящая ветвь внутренней полужабры, 7 – мантийная полость, 8 – мантия, 9 – нога

(филаменты) каждой пластинки соединяются между собой жесткими ресничными связками таким образом, что приобретают вид сетчатой структуры (рис.8). Иногда наблюдается слияние филаментов с появлением нерегулярных структур.

Количество филаментов, приходящихся на 1 мм длины жаберной пластинки, оказалось сходным для мидии, митилястера и фазеолины, а именно 15–16, 15–17 и 16–20 соответственно. Ширина филамента у митилястера и фазеолины составляет 0,023–0,034, у мидии 0,028–0,042 мм.

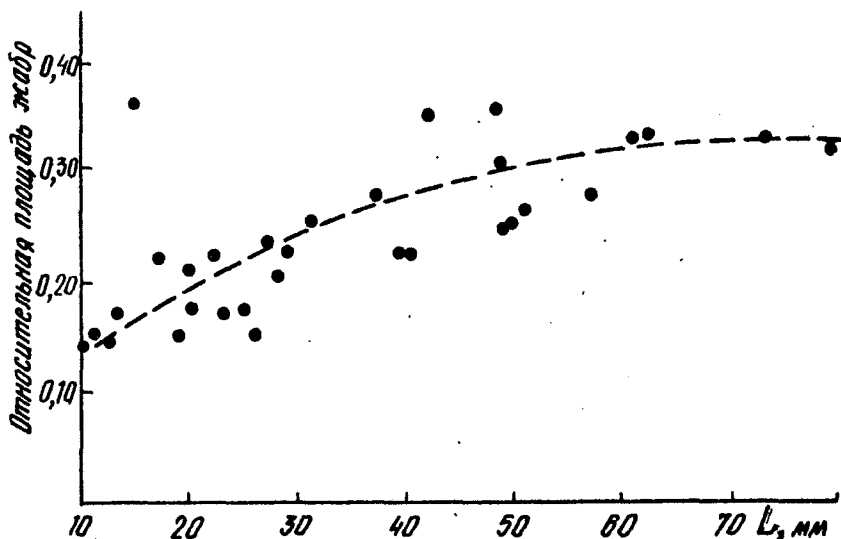
Таким образом, по количеству филаментов на единицу длины жабры и по их ширине исследованные черноморские митилиды не различаются.

Расстояние между ресничными связками у митилястера и фазеолины обычно варьирует в пределах 0,17–0,40 мм, но у некоторых особей фазеолины увеличиваются до 0,57.



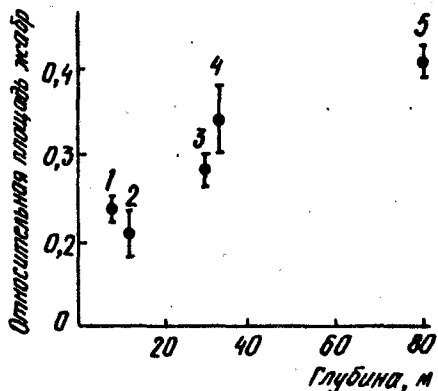
Р и с. 8. Участок жаберной пластинки фазеолины

Относительная площадь жабр, определяемая как отношение площадей проекции жабр и створки раковины (Алимов, 1969), у исследованных нами черноморских митилид возрастает с затуханием при увеличении размеров моллюсков (рис. 9).



Р и с. 9. Связь относительной площади жабр скаловой мидии с длиной раковины

Для строгого количественного анализа аллометрии жаберного аппарата выборки недостаточно представительны, поэтому в дальнейшем ограничимся сравнением средней относительной площади жабр. Можно отметить, что площадь раковины моллюсков приблизительно пропорциональна квадрату длины (у мидии, как указано в разделе 2.2, площадь проекции створки пропорциональна длине в степени 1,942). Поэтому аллометрическое увеличение относительной площади жабр свидетельствует скорее всего о пропорциональности площади жабр массе моллюсков, что отмечали другие исследователи (Санина, 1975; Кузнецова и др., 1980).



Р и с. 10. Относительная площадь жабр черноморских митид в связи с глубиной обитания:

1 — митилястер, 2 — мидия скаловая, 3 — мидия иловая, 4 — модиола адриатическая, 5 — фазеолина. Точка — среднее значение, линия — амплитуда аллометрических изменений

Относительная площадь жабр в среднем составляет у мидии и митилястера 0,24, у модиолы 0,34, у фазеолины 0,41. Определение этого показателя отдельно для скаловой и иловой мидий позволило также

выявить различие средних значений, равных соответственно $0,21 \pm 0,03$ и $0,28 \pm 0,02$.

Напрашивается сопоставление выявленных различий с глубиной обитания моллюсков (рис. 10). Сравнение относительной площади жабр у фазеолины с разных глубин не показало отличий. Однако у фазеолины с увеличением глубины возрастает относительная площадь поверхности створок (рассчитанная по площади их проекции). Следовательно, у этого вида также происходит увеличение абсолютной площади жабр с глубиной.

Увеличение относительной площади жабр черноморских митилид с глубиной может быть связано с понижением концентрации растворенного в воде кислорода, что проявляется в пределах зоны обитания фазеолины. Не исключено также постепенное ухудшение с глубиной условий добывания пищи и качества ее, что в совокупности требует компенсаторного усиления работы вододвижущего аппарата моллюсков-фильтраторов.

Анализ этих вопросов усложняется тем обстоятельством, что для митилид из других морей указываются и иные значения относительной поверхности жабр. Так, для митилистера из Каспийского моря приведена крайне большая величина — 0,667 (Санина, 1975), для *M. edulis* — гораздо выше, чем у черноморской мидии — 0,54 (Алимов, 1981). Ввиду изложенного степень видоспецифичности обсуждаемого признака и его зависимость от конкретных факторов среды у разных митилид требуют дальнейших исследований.

2.5. БИССУСНЫЙ АППАРАТ И ПРОЧНОСТЬ ПРИКРЕПЛЕНИЯ К СУБСТРАТУ

Внимание исследователей издавна привлекают строение (биссусная железа, ствол, нити, прикрепительный диск) и функционирование биссусного аппарата митилид и других двустворок. В последние годы появилось много работ о биссусном аппарате митилид (Van Winkle, 1970; Mercer, 1972; Allen et al., 1976; Smeathers, Vincent, 1979; Price, 1982, 1983). Для *M. galloprovincialis* детально описана его ультраструктура (Bairati, Vitellaro-Zuccarello, 1974, 1976).

При исследовании экологических аспектов прикрепления митилид к субстрату основное внимание уделялось прибрежным формам, в наибольшей мере подверженным гидродинамическому воздействию. Прочность прикрепления митилид, как установлено, варьирует по сезонам года, что связано прежде всего с изменением интенсивности воздействия волн. Образование биссуса зависит также от изменения солености, температуры воды и некоторых других факторов (Allen et al., 1976; Price, 1982; Young, 1985).

Поскольку условия удержания на субстрате и жизненная необходимость прочного прикрепления совершенно различны для моллюсков,

обитающих на скалах в прибрежной зоне и на горизонтальном илистом дне относительно больших глубин, сравнение черноморских митилид по строению биссусного аппарата интересно как в таксономическом, так и в экологическом отношении. Соответствующие исследования выполнены нами на мидии, митилястере и фазеолине.

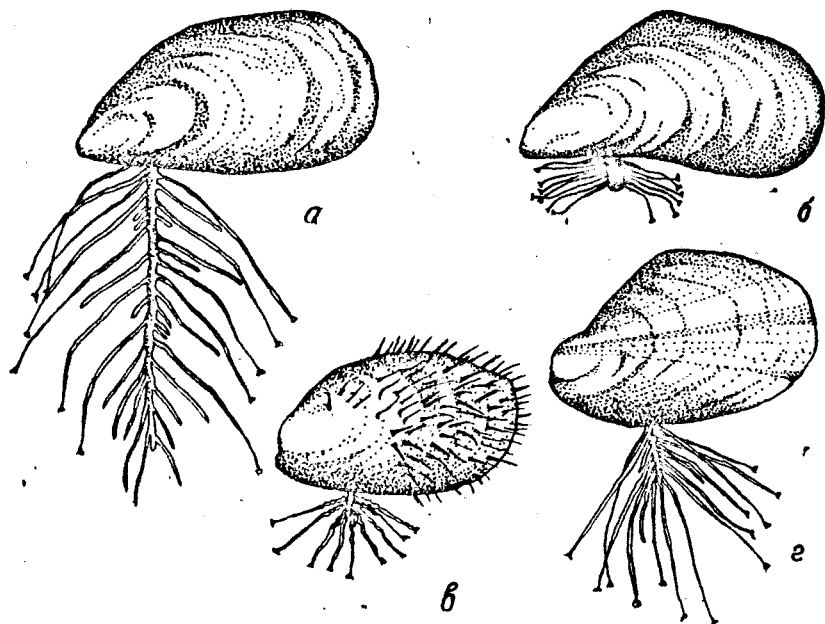
Биссусный аппарат митилид по сравнению с другими семействами наиболее сложный по строению. Общая его характеристика приведена на примере наиболее исследованного вида — *M. edulis*. Биссус — продукт ноги моллюска. Вдоль ноги мидии располагается pedalная (биссусная) бороздка, заканчивающаяся округлой ямкой близ вершины ноги. В формировании биссуса участвуют три железы, расположенные в ноге вдоль pedalной борозды. Железы эти получили названия — фенольная, ферментная и коллагеновая (или белая). Корень и ствол биссуса образует биссусная железа, находящаяся у проксимального конца борозды в основании ноги (Price, 1983).

Биссус подразделяют на корень, заякоренный в тканях ноги, стель (ствол) и отходящие от него нити с прикрепительными дисками на концах. Корень состоит из многих параллельных пластин, перемежающихся с узкими слоями ткани. Выходя из ноги, корень становится сердцевинной биссусной ствол. Его окружают плотно нанизанные кольца — основания нитей (Mercer, 1972; Price, 1983). Новые нити образуются у основания ствола. Проксимальная часть нити овальна в сечении, имеет гофрированную поверхность, дистальная часть гладкая, цилиндрической формы.

При секретиции биссусной нити мидия фиксирует вытянутую ногу на поверхности субстрата. Из секрета, выделяемого в дистальную ямку, формируется прикрепительный диск. Биссусная нить образуется в бороздке. Образование нити от фиксации ноги на субстрате до ее втягивания проходит в течение 45–60 сек. Последовательное образование новых биссусных нитей сопровождается удлинением ствола.

Строение биссусного аппарата других черноморских митилид в целом такое же, как у мидии. Наиболее существенные различия — в соотношении размеров ствола и нитей (рис. 11). Биссусный ствол у всех видов гораздо короче, чем у мидии. У модиолы ствол в сечении округлый, у мидии — овальный (отношение малого диаметра к большому 0,8), у митилястера — уплощен, нити отходят от него в одной плоскости (от "ребер" ствола). Последний признак менее выражен у других сравниваемых моллюсков. У модиолы адриатический ствол наименьший по площади сечения. Биссусные нити трех видов у основания овальны в сечении, округляются к дистальному концу, у фазеолины — лентовидны.

У сравниваемых моллюсков одного семейства трудно ожидать больших различий в биохимическом составе биссуса, поэтому возможные вариации в прочности прикрепления особей естественно связывать прежде всего с числом нитей, диаметром их и ствола. В связи с этим



Р и с. 11. Биссусный аппарат черноморских митилид:
 а — мидия, б — митилястер, в — фазеолина, г — модиола

наибольшее внимание уделялось аллометрическим отношениям перечисленных показателей с размерами моллюсков, тем более что зависимость их от размеров давно установлена. Эти признаки исследованы у скаловой мидии и митилястера, существование которых связано с прибрежной зоной моря, а также у иловой мидии, модиолы адриатической и фазеолины, обитающих на песчаных и илистых грунтах больших глубин.

Результаты определения параметров аллометрических уравнений, описывающих связь отдельных признаков с длиной раковины, показали, что в наиболее полных выборках, относительно равномерно охватывающих разные размерные классы моллюсков, диаметр биссусного ствола и нитей показывает незначительную положительную аллометрию: эти признаки пропорциональны длине раковины в степени 1,1–1,2. В связи с этим данные о размерах прикрепительного диска *M. edulis* также показывают положительную аллометрию по отношению к длине раковины (Allen et al., 1976).

Однако ввиду вариабельности признаков и недостаточной представительности выборок, величина показателя степени в аллометрических уравнениях обычно изменчива, неопределенно колеблется около 1. Поэтому при дальнейшей обработке данных нами введено незначительное упрощение: обсуждаемые признаки приняты пропорциональными дли-

не раковины моллюска, так как зависимость мало отличается от линейной. Это позволяет использовать величину отношения признака к длине раковины. Ранее линейная функция также была использована при описании зависимости между диаметром прикрепительного диска *M.edulis* и длиной раковины моллюска (Young, Crisp, 1982).

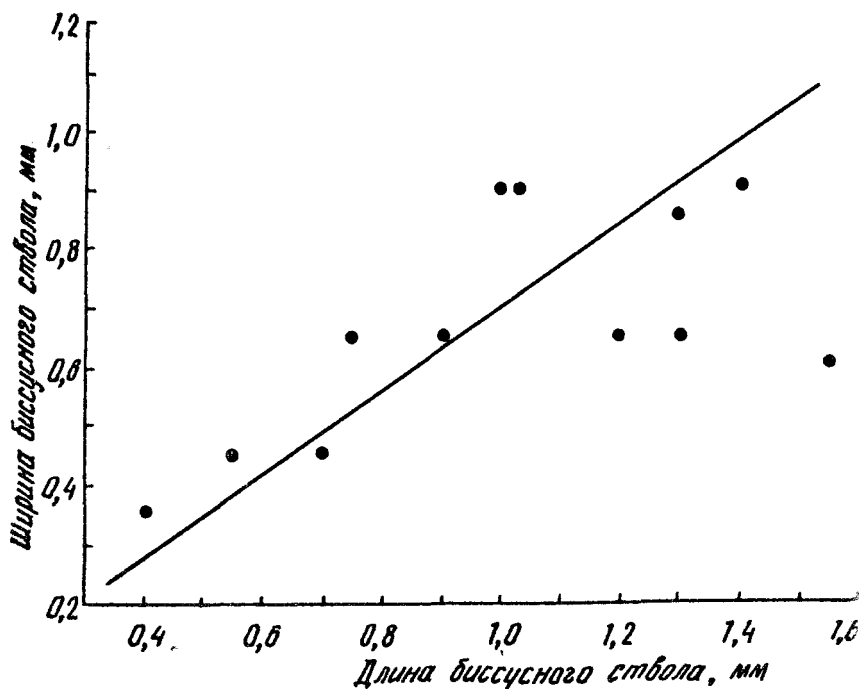
Больше всего сведений получено о диаметре биссусного ствола, отношение которого к длине раковины составило: у митилястера с открытого побережья 0,048, из бухты 0,034, у мидии скаловой 0,020, иловой 0,010, фазеолины 0,017, модиолы 0,014. Следовательно, наибольший относительный диаметр биссусного ствола зарегистрирован у митилястера, приуроченного к местообитаниям, подверженным сильному гидродинамическому воздействию. Экологическая обусловленность внутривидовой изменчивости толщины биссусного ствола выражена вполне определенно. У митилястера из бухты, защищенной от сильных прибоев, диаметр ствола на 30 % меньше, а у иловой мидии — вдвое меньше, чем у тех же видов из мелководных местообитаний, открытых штормам. У фазеолины и модиолы адриатической относительный диаметр биссусного ствола сходен, что объясняется, по-видимому, таксономическими особенностями.

Длина биссусного ствола у мидий весьма изменчива, что связано с его обрывами в дистальной части. Следы обрыва ствола хорошо видны у определенного процента мидий каждой выборки. Тем не менее в среднем длина биссусного ствола пропорциональна длине раковины. Отношение этих показателей составляет у мидии 0,7, у модиолы 0,2, у митилястера и фазеолины 0,07.

Среднее отношение ширины (большого диаметра) ствола к его длине у скаловой мидии 0,03, у модиолы 0,07, у фазеолины 0,24, у митилястера 0,7, что отражает существенные таксономические различия в пропорциях их биссусного ствола. Эти данные получены через отношение признаков к длине раковины, но могут быть проиллюстрированы и при непосредственном сопоставлении ширины биссусного ствола с его длиной (рис. 12).

Отношение диаметра биссусных нитей к длине раковины составляет у обеих форм черноморской мидии 0,0061, у митилястера 0,0048, у модиолы 0,0018, у фазеолины 0,0012. По имеющимся сведениям у *M.edulis* это отношение можно оценить величинами 0,002–0,003 (Allen et al., 1976), т.е. биссусные нити у черноморской мидии в 2–3 раза толще. Если у мидии биссусные нити тоньше биссусного ствола в 3,3 раза, то у модиолы — в 8, у митилястера — в 10, а у фазеолины — в 13.

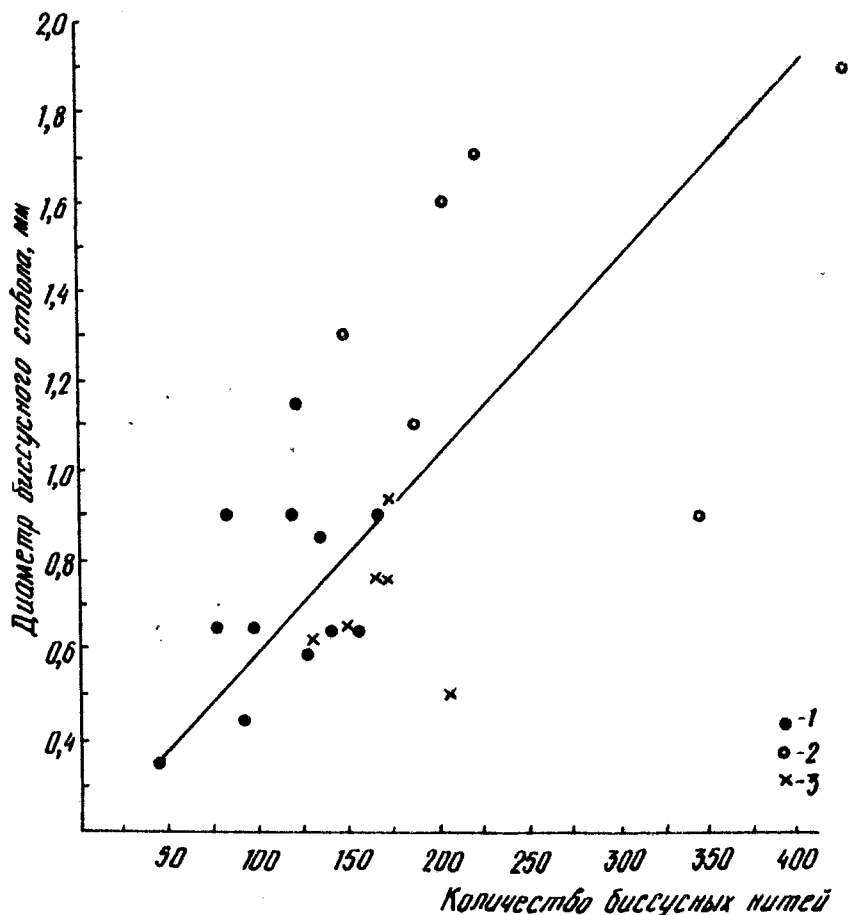
Длина биссусных нитей у скаловой и иловой мидий составляет в среднем 0,7 длины раковины, но может и превышать размеры моллюсков, особенно молодых. У мидий размером 70–90 мм средняя длина нитей несколько снижается. У митилястера длиной 14–15 мм биссусные нити имеют протяженность 3–4 мм. Средняя длина нитей у мити-



Р и с. 12. Соотношение ширины и длины биссусного ствола у митилястера

лястера составляет 0,2–0,3, у фазеолины 0,3–0,4, у модиолы 0,5 длины раковины. Максимальное значение этого отношения у митилястера и фазеолины 0,75, у модиолы 0,80. По-видимому, длина биссусных нитей ограничена возможностями вытягивания ноги при секрции биссуса и поэтому имеет сходные относительные значения у всех сравниваемых митилид.

Число биссусных нитей очень изменчиво. У митилястера при длине раковины 15 мм среднее число нитей пропорционально размерам моллюска: 150 нитей в расчете на 1 мм длины биссусного ствола у особей из бухты и около 300 — у особей с открытого побережья. Поскольку у митилястера отношение длины биссусного ствола и раковины составляет 0,07, то моллюск размером 12–15 мм имеет ствол длиной около 1 мм и около 150 нитей при обитании в бухтах, либо 300 — из открытых штормом местообитаний. Это средние величины, тогда как общая амплитуда вариабельности числа биссусных нитей у митилястеров длиной 12–15 мм составляет 80–400. Максимальная плотность расположения нитей — около 40 на 0,1 мм длины ствола. С дальнейшим ростом моллюска число нитей несколько снижается: митилястеры из бухты с длиной раковины 19–21 мм имеют в среднем 120 биссусных нитей при длине ствола 1,3–1,5 мм.



Р и с. 13. Соотношение диаметра биссусного ствола и количества биссусных нитей:

1 — митилястер, 2 — скаловая мидия, 3 — иловая мидия

У фазеолины общее число биссусных нитей варьирует от 30 до 600 (при длине раковины 6–15 мм). На 1 мм длины биссусного ствола приходится в среднем 290 нитей. Максимальная плотность расположения нитей больше, чем у митилястера — до 73 на 0,1 мм длины ствола. Средняя плотность расположения нитей у модиолы адриатической — 100–110 на 1 мм длины ствола, что намного меньше, чем у фазеолины. Однако поскольку биссусный ствол модиолы длиннее, то общее количество нитей у нее достигает примерно 500 (моллюск размером 25 мм).

У скаловой и иловой мидий максимальное число биссусных нитей около 450–550, т.е. до 45 в расчете на 1 мм ствола. Обычно общее чис-

Т а б л и ц а 5. Морфометрические показатели биссуса черноморских митилид

Вид	Ствол		Нити	
	диаметр, мм	длина, мм	количество на 1 мм длины ствола, шт.	общее коли- чество, шт.
Мидия	0,30	10,5	25	263
Митилястер	0,72	1,05	300	315
Модиола адриатиче- ская	0,21	3,0	102	306
Фазеолина	0,26	1,05	290	305

ло нитей составляет 130–220 у мидий длиной 30–60 мм, но у более крупных (70–90 мм) оно снижается до 100–150. Тенденция к уменьшению числа нитей у крупных моллюсков особенно заметна на иловой мидии.

Среднее количество биссусных нитей у обсуждаемых митилид обнаруживает корреляцию и с диаметром биссусного ствола (рис. 13). Он включает в себя продолжение волокон нитей. Секретция каждой новой нити сопровождается возрастанием толщины ствола.

В целом оказалось, что, несмотря на отличие в морфометрии биссуса, общее количество биссусных нитей у всех черноморских митилид при одинаковых размерах весьма сходно (табл. 5), что по-видимому, является следствием таксономического родства этих видов.

Для определения скорости образования биссусных нитей выполнена серия лабораторных опытов в проточных аквариумах при температуре около 15 °С. Мидии с обрезанным у края раковин биссусом помещали в аквариум по 7–14 экз. и периодически подсчитывали число образованных биссусных нитей. Усредненные для каждого опыта результаты представлены в графической форме (рис. 14).

Видно, что в описанных условиях скорость новообразования биссусных нитей в каждой группе моллюсков плавно снижается. Результаты по трем размерным группам иловой мидии показывают четкую зависимость скорости образования биссуса от размеров: более крупные моллюски образуют биссус с меньшей скоростью. Такой же вывод ранее был сделан на основе опытов меньшей продолжительности с *M. edulis* и *M. demissus* (Van Winkle, 1970; Allen et al., 1976).

Результаты наших опытов показывают также, что при сходных размерах скорость образования биссусных нитей у скаловой мидии в 1,5 раза выше, чем у иловой.

Максимальное число образованных за первые сутки опыта биссусных нитей в наших опытах составляло 33 и 34 у двух особей иловой мидии длиной 32 и 34 мм. У *M. edulis* больше всего нитей (40) за первые сутки опыта было образовано самыми мелкими моллюсками (средняя длина 7,6 мм) при температуре 12–18 °С и солености воды 33,9 ‰ (Allen et al., 1976). Моллюски длиной менее 30 мм не исследовались в подобных опытах.

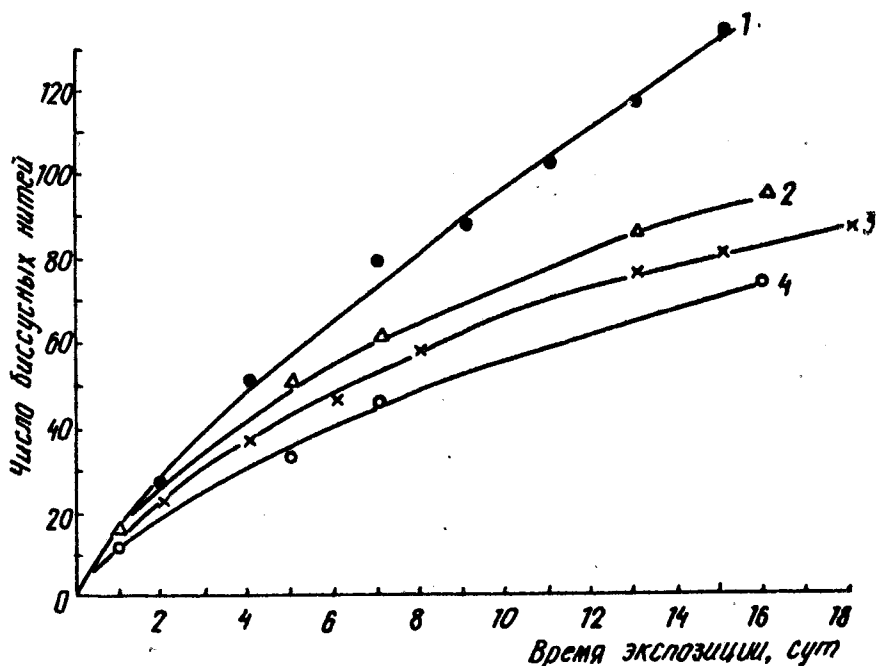


Рис. 14. Образование биссусных нитей мидий в опыте:

1 — скаловая мидия длиной 35–40 мм; 2–4 — иловая мидия длиной 31–39 мм (2), 38–43 мм (3), 51–60 мм (4). Температура воды 15 °С

Наблюдения с суточной периодичностью не отражают возможных скоростей образования биссуса в краткие периоды времени. Ранее (White, 1937) установлено, что мидия длиной 85 мм за 4 ч образовала 18 биссусных нитей. Согласно нашим единичным наблюдениям, скаловая мидия длиной 38,5 мм за 1,5 ч образовала 64 нити.

Таким образом, биоадгезионный потенциал у мидий весьма высок, и за короткое время моллюск может восстановить прочность прикрепления к субстрату, частично утраченную, например, при обрыве биссусных нитей во время шторма. Активность образования биссуса, как и следовало ожидать, выше у скаловой формы.

Приведенные выше данные по аллометрии биссусного аппарата мидий отражают как таксономические различия, так и адаптацию к затишным и прибойным местообитаниям. В то же время эти данные характеризуют и потенциальные различия в прочности прикрепления моллюсков к субстрату. Известны также результаты прямых измерений механических свойств биссуса (Allen et al., 1976; Smeathers, Vincent, 1979; Price, 1982).

Фактическая прочность прикрепления моллюсков связана с многими факторами, в частности прочностью самого субстрата, силой меха-

нического воздействия волн в конкретном участке местообитания, плотностью и характером поселений митилид. Моллюски, обитающие в прибойной зоне, образуют больше биссусных нитей, имеют более толстый биссусный ствол.

По некоторым расчетам, основанным на механических свойствах биссуса (Smeathers, Vincent, 1979), 50 нитей достаточно моллюску, чтобы выдержать удары волн. Сопоставив это с числом биссусных нитей у черноморской мидии в природных местообитаниях, можно заключить, казалось бы, что никакие штормы ей не страшны. Однако наблюдения не согласуются с таким заключением. Водолазы регистрируют значительное число мидий на дне, сорванных как со скал в прибрежной зоне, так и с буев, установленных вдали от берега. Первые же опыты по содержанию мидий на коллекторах у открытого побережья Крыма сопровождались большим зимним обрывом моллюсков.

Отрываться могут в первую очередь больные и ослабленные моллюски с уменьшенным числом биссусных нитей. Сила воздействия волн зависит также от взаиморасположения моллюсков в поселении, общей ориентации поверхности субстрата. Предварительные данные показали также, что среди мидий, собранных под скалами после летних штормов, велик процент особей, обросших макрофитами. Очевидно, обrost увеличивает нагрузку волн на моллюска и устойчивость к обрыву будет различной в зависимости от характера оброста.

Недостаточно прочное прикрепление к субстрату каждого из моллюсков отчасти компенсируется образованием "щеток" и "друз", где митилиды плотно "упакованы" и скреплены с соседними особями с помощью биссуса. В таких агрегациях митилиды, видимо, более устойчивы к гидродинамическому воздействию. Действительно, в прибойных участках одиночные мидии встречаются редко. Прочность прикрепления дружки, вероятно, зависит от соотношения ее массы, общей поверхности и суммарного числа биссусных нитей, крепящих дружку к субстрату.

Кроме перечисленных факторов на устойчивость моллюсков к отрыву влияет характер субстрата. Показано (Young, Crisp, 1982), что на стекле, сланце прикрепительные диски *M. edulis* держатся прочнее, чем на тефлоне, парафине ("неполярных" поверхностях). Это связывают со свойствами клея на белковой основе, который соединяет прикрепительные диски с субстратом.

Прочность прикрепления диска к подходящему субстрату превышает прочность самой биссусной нити. В этом легко убедиться, отрывая мидию, прикрепившуюся биссусом, например, к стеклу. Прикрепительные диски при этом остаются на субстрате. Обрыв нитей приблизительно в 20 % случаев происходит возле диска или вблизи него, тогда как в 80 % случаев разрыв наблюдается в проксимальной половине нити (но не около ствола).

При отрыве мидий, прикрепившихся друг к другу, биссусные нити часто отделяются вместе с прикрепительными дисками. Это происходит

не за счет плохого соединения дисков с периостракумом мидий, но из-за низкой прочности наружного рогового слоя, покрывающего раковину. Диски отделяются вместе с пластинками рогового слоя. Следовательно, прикрепление мидии не к основному субстрату, а к створкам других мидий является ненадежным в условиях повышенной гидродинамики, где "многоэтажные" поселения крупных моллюсков не могли бы сохраниться при штормах.

Крупные мидии обрываются при волнении моря и с вертикальных поверхностей известковых скал. В этом случае отрыв биссусных нитей происходит вместе с частицами известняка, к которым были прикреплены концевые диски.

2.6. ЛИЧИНКИ

Все черноморские митилиды имеют свободноплавающую пелагическую личинку. У двустворчатых моллюсков выделяют три стадии личиночного развития: трохофора, велигер (парусник), великонха. Видовые морфологические отличия между черноморскими митилидами лишь намечаются на стадии велигера и могут практически использоваться для дифференцировки видов на стадии великонхи.

Возникающая из дробящейся оплодотворенной яйцеклетки свободноплавающая личинка сначала имеет однородный ресничный покров, который вскоре дифференцируется. На апикальном полюсе образуется темной султан крупных ресничек, характерный для трохофоры. У мидии трохофора имеет размеры 80—110 мкм, длина ресничек султана — 55 мкм.

У велигера развивается специализированный орган движения — парус, окаймленный рядами ресничек. Появляется раковина (продиссоконх I), полукруглая, равностворчатая, с прямым замковым краем. Размеры велигера возрастают по мере развития. За две недели велигеры мидии (при 15 °C) достигают размеров продиссоконха 95 x 120 мкм. Поверхность раковины велигера мягкая, зернистая или мелкоячеистая. Личиночный замок (провинкулюм) представляет собой утолщение замкового края, на котором появляются зачатки зубчиков.

Великонха отличается появлением ноги, занимающей заднюю часть мантийной полости. У раковины появляется новый участок (продиссоконх II) с заметными линиями роста. Минимальные размеры сформировавшейся великонхи мидии 140 x 160 мкм, толщина 90 мкм. В процессе развития великонхи происходят морфологические изменения раковины, появляется характерная окраска, усиливаются межвидовые различия.

Вопросу строения личинок посвящена работа К.А.Захваткиной (1972). Остановимся на признаках, помогающих различать черномор-

Т а б л и ц а 6. Морфологические характеристики личинок трех родов митилид*

Признаки	Mytilus	Mytilaster	Modiolus
<i>Велигер</i>			
Длина, мкм	80–148 (116)	105	105
Высота, мкм	65–130 (83)	96	90
Длина/высота	0,7	0,9	0,9
Длина замкового края, мкм	71–95 (82)	95	90–110 (100)
Зубцы, шт.	Хорошо выражены, 6–8	Зачатки	Хорошо выражены, 12–20
<i>Великонха</i>			
Длина, мкм	240–350	230–312	270–372
Высота, мкм	208–304	260–290	—
Длина/высота	Около 1	1	—
Макушка	Широкая, мало выступает	Широкая, почти не выступает	Округлая, выступает сильнее
Замковый край	Дуговидный	Дуговидный	Прямой
Зубцы	Краевые крупные, по 7–8 с каждой стороны; средние — плохо видны	Средние — плохо видны	Средние — хорошо видны, меньше выступают краевым
Линии роста	Глубокие, довольно частые	Глубокие и широкие, редкие	Неглубокие, довольно редкие
Окраска раковины (живых личинок)	Однородно желтая, иногда более интенсивная по краю	Интенсивно-коричневая, мало-прозрачная	Красновато-оранжевая, по краям красная

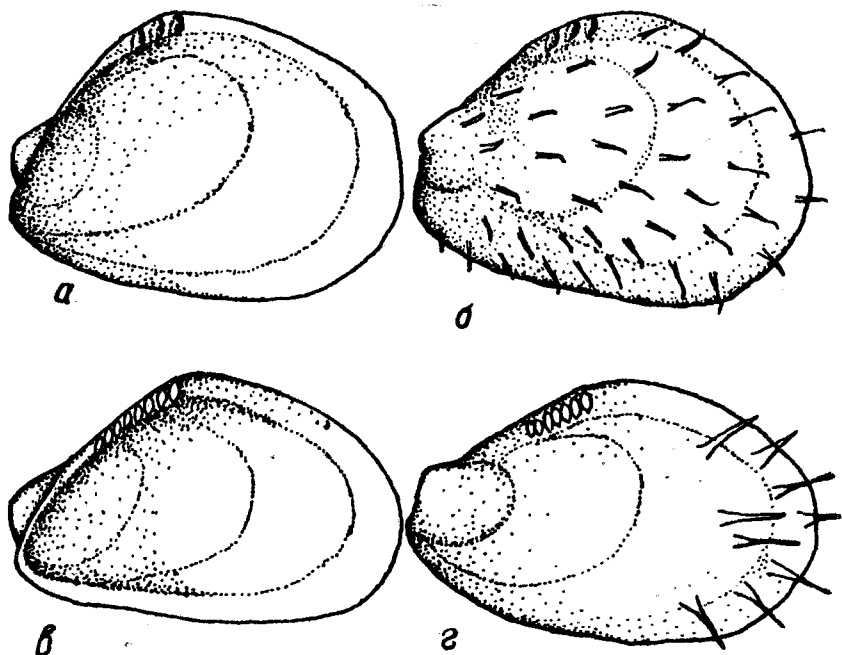
* В скобках даны средние величины.

ские роды митилид (табл. 6). Использовались данные, полученные как на Черном море (Захваткина, 1959, 1972), так и в других акваториях (Schweinitz, Lutz, 1976; Lutz, Hidu, 1979). Личинки черноморской фазеолины лишь недавно Б.Г.Александрову удалось дифференцировать в батиопланктоне (ниже термоклина). Они соответствуют приведенным в таблице признакам *M. modiolus*. На живом материале наиболее характерным отличием личинок фазеолины является красновато-оранжевая окраска.

Велигеры родов *Mytilaster*, *Mytilus* и *Modiolus* несколько различаются по соотношению высоты и длины раковины, по относительной длине провинкулюма. Но при количественных исследованиях меропланктона дифференцировка митилид весьма трудоемка, требует осторожности и тщательности.

На стадии великонхи личинки различаются лучше. У *Modiolus* отличительными признаками являются хорошо выраженные средние зубцы провинкулюма, прямой замковый край великонхи. Раковина митиластера более вздутая, чем у мидии. Живые великонхи трех родов митилид можно довольно уверенно при определенном навыке различать по окраске. Абсолютные размеры личинок на разных стадиях варьируют в зависимости от условий развития.

При определении личинок митилид в планктонных пробах нужно учитывать сезонные особенности размножения разных видов. Личин-



Р и с. 15. Строение раковины ранней молодежи митилид (длина моллюсков около 1,2 мм):

а, б — мидия, вид изнутри (а) и снаружи (б); в — митилястер, вид изнутри; г — фазеолина, вид снаружи

ки фазеолины, возможно, в период летней стратификации вод не появляются в верхнем квазиоднородном, прогретом слое пелагиали Черного моря.

Максимальная длина великонх характеризует личинки, готовые к оседанию на субстрат. Осевшая молодежь митилид поначалу дифференцируется по видам тоже с трудом. На массовом материале экспрессно можно уверенно различать молодежь мидий и митилястера, например, начиная с длины 0,5 мм.

2.7. МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ РАННЕЙ МОЛОДИ

После оседания на субстрат у всех митилид по мере роста происходит перемещение макушки на передний край раковины.

У мидий длиной 0,5—1,0 мм раковина становится модиолоподобной, короткоовальной, макушка приближена к переднему краю, но не является конечной. Замочный край тонкий, со слабо заметной тонкой исптрихованностью. При длине раковины 0,7 мм и более на спин-

ном крае изнутри, вблизи его соединения с задним краем видны 3–5 редко расположенных крупных зазубрин (рис. 15). Иногда раковина мидий целиком или в задней части покрыта волосками. Волоски тонкие, короткие, на конце изогнутые. При длине 1,5 мм на переднем крае перед макушкой появляются 2–3 зубца. Макушка при этих размерах еще не конечная, передний край развит. В дальнейшем, при росте раковины, передний край редуцируется, макушки становятся конечными (моллюски длиной 3–4 мм). Зазубренность спинного края исчезает при длине 5–7 мм.

У митилястера уже при длине раковины 0,45–0,50 мм начинает проявляться зазубренность спинного края. Зубчики эти мелкие (в отличие от зубчиков мидий), частые, в количестве 8 и более. У моллюсков длиной 0,6–0,8 мм они хорошо видны при проходящем свете даже в закрытой раковине. При дальнейшем росте (длина 1,5 мм) под макушкой (у мидии — перед макушкой) развиваются 2–4 зубовидных выступа. Макушки становятся конечными при длине 2,5–3 мм. Раковина никогда не бывает покрыта волосками. Спинной край остается зазубренным и у взрослых моллюсков.

У фазеолины длиной 0,5 мм спинной край под макушкой утолщен, зазубрин нет. При длине 0,8–0,9 мм спинной край позади макушки до места соединения его с задним краем, как и у митилястера, несет частые тонкие зазубрины. В отличие от митилястера заднеспинной край раковины фазеолины покрыт волосками. Волоски имеют своеобразную форму и по сравнению с мидиями отличаются большей длиной. При длине раковины 1,2 мм длина волосков — 0,21–0,34 мм. Волоски, как правило, прямые с широким треугольным основанием (рис. 15). В дальнейшем зазубренность спинного края может исчезнуть, волоски же сохраняются и у взрослых моллюсков. Макушка остается слабовыпуклой, не конечной.

3.1. ПИТАНИЕ

Митилиды по типу питания относятся к сестонофагам — фильтраторам. Пища поступает к ним с водой, засасываемой с помощью вододвижущего аппарата. Поэтому в своем питании митилиды полностью зависимы от количества и состава взвеси в окружающей их воде.

Этот пограничный слой воды, разумеется, не изолирован от смежных водных масс, но в разных местообитаниях имеет свои особенности. Так, для митилид, обитающих близ уреза воды, на вертикальных поверхностях, или находящихся на коллекторах, наибольшее значение в пополнении пищевой взвесью пограничного слоя воды имеет перемешивание. Оно осуществляется за счет постоянных и ветровых течений, стонно-нагонных явлений, волнения. В составе пищи митилид с малых глубин важную роль играет прибрежный планктон верхнего квазигоризонтального слоя. Для особей с твердых субстратов с точки зрения обеспеченности пищей важна ориентация субстрата по отношению к поверхности моря, к преобладающим течениям, другие особенности рельефа.

На рыхлых грунтах с увеличением глубины значение рельефа снижается. Придонные течения, когда они существуют, продолжают играть роль в пополнении взвесью придонного слоя воды, но появляется новый важный фактор — седиментация взвеси. В период стратификации вод состав планктона значительно отличается в верхнем перемешанном слое и под термоклином. Для митилид, обитающих ниже температурного скачка, в свежем виде доступен преимущественно батипелагический планктон, тогда как приповерхностный (эпипелагический) поступает на тех или иных стадиях разложения, т.е. преимущественно в виде детрита.

Дополнительным источником пищи донных фильтраторов илистых грунтов служит ресуспензия осевшей взвеси, происходящая по разным причинам, в том числе биологическим. Например, заметный эффект может иметь взмучивание ила донными рыбами.

Митилиды, обитающие в Черном море в большом диапазоне глубин, находятся в контакте с разнокачественными по составу взвесью водными. Особенно резко это выражено при значительной летней стратификации взвеси, в том числе планктона. Там, где разные слои воды контактируют с дном, кормовая база моллюсков является заведомо не-

схожей. Но как это отражается на составе рациона митилид, пока совершенно не исследовано. Имеются лишь весьма общие сведения о составе пищи черноморских митилид, основанные на микроскопическом анализе и опытах по усвоению того или иного корма в лабораторных условиях. Известна и важность весенней вспышки развития фитопланктона в стимулировании гаметогенеза мидий (Иванов и др., 1989).

Отбор частиц пищи митилиды начинают уже на входе воды через длинную и узкую щель, обрамленную краями мантии. При контакте с рецепторами мантии крупных частиц моллюск может резко закрыть створки, предотвращая попадание внутрь нежелательных объектов.

Наиболее крупные организмы, найденные в пищеварительной системе черноморской мидии, — личинки двусторчатых и брюхоногих моллюсков, копеподитные и науплиальные стадии веслоногих рачков, взрослые *Oithona minuta*, обломки крупных планктонных водорослей (Миронов, 1948). Водоросли представлены разнообразными диатомеями и динофлагеллятами, причем донные виды диатомовых водорослей — существенный компонент пищи мидии.

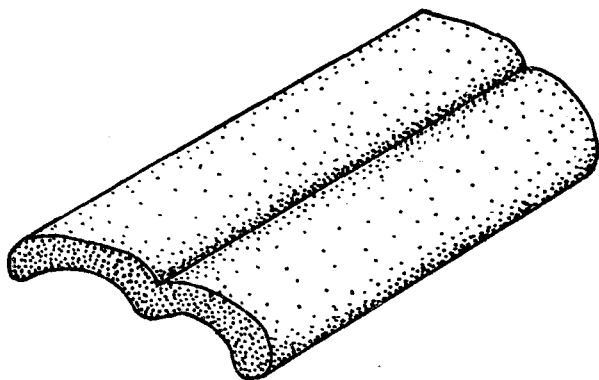
Митилиды, как известно, потребляют и мельчайшую органическую взвесь — детритные частички, бактерии, но эффективность их отфильтровывания заметно снижается с приближением размеров взвеси к 1 мкм.

При микроскопическом исследовании содержимого пищеварительного тракта митилид чаще всего наблюдаются частицы детрита (91 % встречаемости), затем следуют диатомовые (70 %), динофлагелляты (60 %) и животные (40 %) (Цихон-Луканина, 1987). Для мидии из Азовского моря определили, что рацион состоит из детрита на 80–90 %, а 10–20 составляют водоросли (Николаенко, 1987). Содержимое кишечника фазеолины — это в основном мелкие частицы ила, среди которых присутствуют диатомовые, тинтиниды. Иногда кишечник заполнен кокколитофорадами (Киселева, 1981).

Эксперименты показали, что полноценным кормом для митилиастера служат мелкие и относительно легкие фракции смыва с цистозир, не осевшие на дно склянки после отстоя (Цихон-Луканина, 1976). Попавшие с водой внутрь моллюска частицы, проделывая сложный путь, постепенно обволакиваются слизью. Детальное описание этого процесса дано Г.Н.Мироновым (1948).

Некоторые особенности функционирования пищеварительной системы черноморской мидии с учетом влияния голодания и загрязнения описаны В.Д.Чухчиным (1990).

Первичная сортировка отфильтрованных частиц происходит на жабрах и губных пальцах мидии, затем продолжается в желудке. Грубые пищевые объекты направляются к кишке, тонкие — попадают в протоки пищеварительной железы. Частичное переваривание пищи происходит в полости желудка, основное — внутриклеточно, в пищеварительной железе. Мелкие частицы после переваривания в гегерофагосомах пищеварительных клеток образуют остаточные тельца, которые в виде



Р и с. 16. Форма фекальной ленты мидии

коричневых гранул выбрасываются в протоки железы и затем через желудок попадают в формирующиеся фекалии.

У двусторчатых моллюсков заметную роль в пищеварении играют амебоциты. У черноморской мидии они локализируются в соединительной ткани, окружающей пищеварительную систему, а также между трубочками пищеварительной железы. В эпителии всех отделов пищеварительного тракта встречаются единичные амебоциты. Местами они образуют крупные и плотные скопления, особенно частые в эпителии желудка, прямой и возвратной кишок. Эти скопления содержат липиды. Отметим, что при гистологическом исследовании кишок *M. galloprovincialis* из Средиземного моря скопления амебоцитов не отмечались (Giusti, 1970).

Фекалии мидий имеют вид широких плоских лент, несколько утолщенных по центру, со слегка загнутыми краями (рис. 16). Вдоль центральной оси ленты располагается более грубый материал, по краям — более тонкий.

Голодающими мидиями тоже выделяются фекалии. В этом случае фекальная лента светлая, с одним, чаще двумя извитыми темно-коричневыми жгутами внутри. Эти жгуты состоят из гранул белка с большим содержанием каротиноидов (ксантофилла). По краям фекальной ленты расположены мелкие бесцветные капельки липидного характера, нередко собранные в крупные гроздья.

Ксантофильные гранулы и липидные гроздья содержатся и в фекалиях питающихся мидий, они менее заметны, так как маскируются переваренными остатками пищи. Вероятно, ксантофильные гранулы образуются за счет остаточных телец, выбрасываемых из гетерофагосом при питании частицами растительного происхождения. Липидные гроздья образуются из скоплений амебоцитов, также попадающих из эпителия в полость пищеварительного тракта. Их особенно много в фекалиях мидий из загрязненных участков моря. В таких условиях наблюдается тенденция и к увеличению числа ксантофильных гранул.

В эксперименте при содержании мидии без пищи в течение месяца на фоне общего значительного истощения наблюдалось уменьшение высоты клеток пищеварительной железы и числа белковых гранул. Но обилие жировых капель в клетках железы возросло. Аналогичное накопление экскреторного жира, не используемого при энергетическом обмене и выводимого с фекалиями, наблюдается у мидий из загрязненных местообитаний.

Количественные аспекты питания моллюсков-фильтраторов исследуются различными методами. Так, скорость фильтрации черноморского митилястера на материале из бухты Ласпи определяли нефелометрически, по разности концентрации глинистой взвеси (с частицами диаметром 4–6 мкм) на выходе из контрольных и опытных кювет (Петров, Ревков, 1987). Для летних температур получена зависимость скорости фильтрации (F , мл/ч · экз) от живой массы (W , г) вида

$$F = (180,1 \pm 50,4) W^{0,743 \pm 0,137}. \quad (1)$$

Зависимость рациона от массы для митилястера изучалась и совершенно иным методом (Цихон-Луканина, 1976). В суточных опытах учитывалось выделение фекалий при кормлении моллюсков смывом с цистозиры. По результатам дополнительных опытов усвояемость этого корма составляла 80 %. Сравнивался энергетический эквивалент фекалий, полученных за 5 ч опыта и у только что взятых из моря моллюсков. Он оказался равным, что показало сходство интенсивности питания в море и опытах.

Для митилястера из района Геленджика летом получена зависимость

$$C = 0,180 W_1^{0,55} \text{ или } C = 0,790 W_2^{0,55}, \quad (2)$$

где C — суточный рацион; W_1 — масса с раковиной; W_2 — масса без раковины, все величины — в миллиграммах сухой массы.

Такой же общий вид зависимости скорости фильтрации от массы тела получен многими авторами в опытах на мидии. При использовании в экспериментах в качестве корма разных видов водорослей, искусственного детрита, а также в зависимости от прочих условий, показатель степени уравнения варьирует от 0,4 до 0,8, на естественном сестоне обычно близок к 0,5 (Финенко, 1990). Некоторые исследователи получают более низкие величины, например 0,335 (Лукашева, 1987).

Зависимость скорости фильтрации от массы митилид выявляется в опытах с одинаковой концентрацией взвеси. В исследованиях с моллюсками одинаковой массы, меняя концентрацию взвеси, устанавливают связь скорости фильтрации с содержанием взвеси в воде.

Скорость фильтрации черноморской скаловой мидии возрастает при увеличении концентрации взвеси до 3 мг/л (Финенко, 1986). Дальнейший рост концентрации (от 3 до 7 мг/л) вызывает снижение скорости фильтрации и выход ее на плато. При использовании в качестве корма культуры водоросли *Nitzschia closterium* скорость фильтрации мидии

достигала максимума при концентрации корма 2–3 млн кл/л (Крук, 1986). Однако максимальный рацион достигался не при максимальной скорости фильтрации, но при концентрации корма 6–8 млн кл/л.

В зависимости от типа пищи также меняется скорость фильтрации. В экспериментах мидии более интенсивно отфильтровывают мелкие водоросли. Реакция на тип пищи меняется у моллюсков разного возраста. При сравнении водорослевой и детритной взвеси в качестве корма обнаружено, что мелкие черноморские мидии вдвое интенсивнее отфильтровывают водоросли, мидии средних размеров одинаково фильтруют оба типа пищи, а самые крупные моллюски с большей скоростью потребляют детрит (Финенко, 1990).

При возрастании температуры скорость фильтрации черноморской мидии сначала повышается. Максимальная скорость фильтрации наблюдается в интервале температур 11–18 °С, при 22 °С фильтрация снижается (Финенко, 1990).

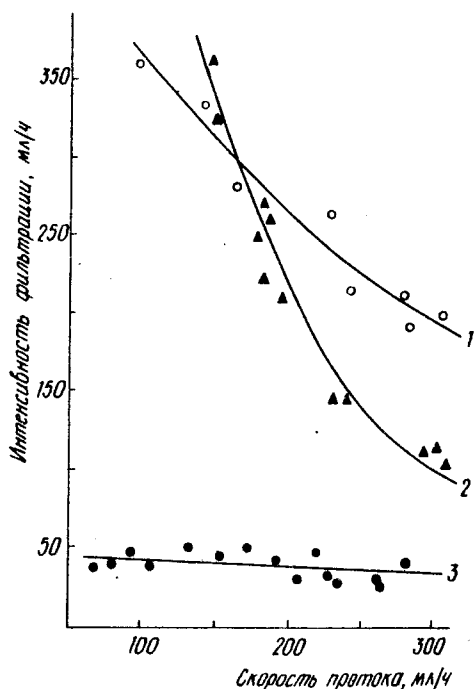
Усвояемость свежего детрита мидиями составляет 57–80 % (Финенко, 1990), что согласуется с данными по митилястеру. Псевдофекалии, как известно, образуются не постоянно, но при высоких концентрациях взвеси в воде. В опытах с черноморской мидией установлено, что при концентрации детрита до 1 мг сухой массы на литр псевдофекалии еще не появляются. Образование их начинается при концентрации взвеси 1–6 мг сухой массы на литр (Финенко, 1990).

Приведенные материалы свидетельствуют, что количественные показатели питания митилид переменны и в естественных условиях испытывают влияние многих факторов. В дальнейшем (см. разд. 3.4.) будут рассмотрены также суточные и сезонные изменения скоростей физиологических процессов. Переменна и скорость фильтрации воды. Помимо упомянутых причин изменчивости фильтрационной активности она может быть связана и с потребностями энергетического обмена.

3.2. СКОРОСТЬ ФИЛЬТРАЦИИ И ПОДВИЖНОСТЬ ВОДЫ

Эксперименты по определению дыхания моллюсков в замкнутых сосудах проводят в таком режиме, чтобы падение содержания кислорода не было большим, так как интенсивность обмена меняется с изменением парциального давления кислорода. При этом на результаты могут влиять и накапливающиеся продукты метаболизма. Аналогичные методические проблемы возникают также при исследовании скорости фильтрации взвеси и питания в непроточной воде.

Такие виды, как митилястер и скаловая мидия, обитают в условиях высокой гидродинамической активности, где вода вблизи моллюсков постоянно обновляется с той или иной скоростью. Поэтому представлялось интересным выяснить реакцию моллюсков на скорость



Р и с. 17. Влияние скорости протока воды на интенсивность фильтрации:
1, 2 — *M. lineatus* (1 — мелкие, 2 — крупные); 3 — *Chamelea gallina*

протока воды в специальных установках. Опыты выполнены на митилястере при температуре, наблюдавшейся в зоне обитания моллюсков (21–23 °С). Измеряли скорость фильтрации глинистой взвеси (в другой серии — интенсивность дыхания). Скорость протока меняли от 60 до 420 мл/ч (Петров, Ревков, 1987).

Учитывая, что скорость фильтрации зависит и от размеров моллюсков, отдельно исследовали мелких митилястеров (массой 0,05–0,10 г) и крупных (0,2–0,6 г). Связь интенсивности фильтрации митилястера ($K = F/W$, мл/ч · г) со скоростью протока воды (V , мл/ч) соответствовала уравнениям:

$$\begin{aligned} K_1 &= (4,140 \pm 0,372) \cdot 10^3 \cdot V^{-0,512 \pm 0,054}, \\ K_2 &= (1,754 \pm 0,396) \cdot 10^3 \cdot V^{-1,698 \pm 0,152}, \end{aligned} \quad (3)$$

где K_1 — для крупных и K_2 — для мелких моллюсков.

Таким образом, при той же концентрации непищевой взвеси увеличение скорости протока воды вызывало довольно резкое снижение интенсивности фильтрации (рис. 17). Для сравнения представлены данные

по *Chamelea gallina*, который в тех же условиях почти не обнаруживает реакции на изменение скорости потока. По-видимому, снижение интенсивности фильтрации митилястера вызвано усилением механического засорения фильтрационного аппарата взвесью по мере возрастания скорости потока. Хамелея (*Ch. gallina*), обитающая на рыхлых субстратах, более адаптирована к воде повышенной мутности. Отметим, что повышение скорости потока воды без добавления илстой взвеси вызывает повышение интенсивности дыхания митилястера (см. разд. 3.3). Изучение характера реакции митилястера из Каспийского моря на изменение концентрации водорослей, определяемой по скорости фильтрации, также выявило особенности, которые связаны с его обитанием в местах с относительно малым содержанием минеральной взвеси (Санина, 1987).

3.3. ДЫХАНИЕ

Скорость обмена у черноморских митилид изучалась многими исследователями в различных аспектах. Параметры уравнений, которыми описывают зависимость обмена от массы тела мидий, заметно варьируют (Турпаева и др., 1970; Брайко, Дерешкевич, 1978; Сагайдачный, Лучина, 1986). Это объясняется влиянием температуры, стадии репродуктивного цикла, методическими причинами (выбор единиц массы, характером акклимации, различиями в составе выборок).

Зависимость обмена у мидии от массы при различных природных температурах также изучалась неоднократно (Брайко, Дерешкевич, 1978; Финенко и др., 1990). Отмечается некоторое снижение уровня обмена после размножения мидии. Сравнение обмена при разных температурах показывает, что коэффициент Q_{10} находится в обычных пределах (2–3), но при температуре 22 °C отклоняется от нормы.

Для черноморского митилястера, исследованного в районе Геленджика при 22–24 °C, связь обмена с массой описана уравнением (Турпаева и др., 1970)

$$R = 0,058 W^{0,71}, \quad (4)$$

где W — грамм сырой массы мягких тканей, R — мл O_2 /ч.

У митилястера из бухты Ласпи при 21–23 °C в расчете на живую массу обнаружена зависимость (Петров, Ревков, 1987):

$$R = (0,018 \pm 0,001) W^{0,687 \pm 0,038}. \quad (5)$$

Следует учесть, что эти данные получены в проточных респирометрах при скорости потока 160–190 мл/ч.

Данная скорость потока выбрана на основе специального исследования зависимости уровня обмена (R) от скорости водообмена (V , мл/ч), которая передается уравнениями

$$R = (0,0025 \pm 0,0005) \sqrt{0,659 \pm 0,156} \quad (6)$$

для крупных моллюсков ($W = 0,2 \div 0,6$ г) и

$$R = (0,0110 \pm 0,0010) \sqrt{0,552 \pm 0,082} \quad (7)$$

для мелких ($W = 0,05 \div 0,1$ г).

Отсюда физиологический оптимум скорости протока оценивается величинами 150–200 мл/ч. В этом исследовании установлено также, что приведенные выше уравнения для дневного времени отличаются от тех, которые описывают обмен митилистера ночью, когда дыхательная активность снижается вдвое.

Характер реакции на скорость протока показывает, что соотношение между объемом профильтрованной воды и количеством потребленного кислорода не остается постоянным. Это отношение F/R — коэффициент фильтрации (Алимов, 1969) для митилистера рассчитан с учетом скорости протока (Петров, Ревков, 1987).

У мелких и крупных особей коэффициент фильтрации резко снижается с увеличением скорости протока. Соответствующие зависимости передаются уравнениями

$$F/R = (6,918 \pm 1,137) \cdot 10^4 \cdot V^{-0,088 \pm 0,033} \quad (8)$$

для мелких моллюсков,

$$F/R = (2,193 \pm 0,545) \cdot 10^8 \cdot V^{-2,113 \pm 0,130} \quad (9)$$

для крупных, где F/R — мл/мг O_2 , V — мл/ч.

Согласно этим уравнениям при малых скоростях протока коэффициент фильтрации гораздо выше у крупных моллюсков, а при скорости протока 250–300 мл/ч величины коэффициентов становятся одинаковыми у крупных и мелких особей.

В то же время по данным для мидии коэффициент фильтрации заметно выше у мелких моллюсков при всех исследованных значениях температуры, кроме 6–7 °С. Эти данные получены в опытах с непрочной водой (Финенко и др., 1990). По-видимому, закономерности изменения коэффициента фильтрации у митилид следует уточнить с помощью специально спланированных опытов.

Мидия способна поддерживать постоянную интенсивность обмена в широком интервале концентраций растворенного в воде кислорода. При 20 °С пороговой концентрацией кислорода является 2,5–3,0 мл/л для моллюсков длиной 25–30 мм и 1,0–1,5 мл/л для более крупных (50–55 мм). Прекращение потребления кислорода зарегистрировано при концентрации его 1,0–1,5 и 0,5 мл/л соответственно (Боровинский, 1987).

Много работ написано об энергетическом обмене черноморской мидии в условиях гипоксии, загрязнений, об анаэробном обмене. Не вдаваясь в эти экологически важные, но в физиолого-биохимическом отношении специальные вопросы, практически не исследованные на других черноморских митилидах, ограничимся ссылкой на сводку по биохимии обмена мидии (Горомосова, Шапиро, 1984).

3.4. СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ РИТМИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ

Неоднократные исследования суточных ритмов физиологической активности у разных митилид (обычно *M. edulis*) дали противоречивые результаты (Ameyaw-Akumfi, Naylor, 1987). Одни авторы указывают на существование ритмики, другие ее отрицают. По-видимому, активность моллюсков (регистрируемая по раскрытию створок, скорости обмена или фильтрации взвеси) испытывает влияние многих факторов и проявление суточной ритмики может маскироваться условиями опытов, варьировать в зависимости от возраста, состояния моллюсков, либо отсутствовать. При постоянных условиях освещения и температуры непрерывная регистрация степени раскрытия створок раковины *M. edulis* позволила выявить слабый циркадный ритм: суммарная длительность максимального раскрытия створок была больше в ночное время (Ameyaw-Akumfi, Naylor, 1987). Более высокая фильтрационная активность в ночное время отмечена и для *M. galloprovincialis* (Aragawa, 1970).

На черноморской мидии регистрация относительной скорости воды в струе выводящего сифона, выполненная в течение суток на одной особи (Миронов, 1948), показала значительные различия между темным и светлым временем суток. Остановки фильтрации наблюдались в разное время и в сумме составили около 6 ч. Скорость фильтрации ночью была значительно выше, с максимумом в период от 0 до 3 ч. Минимальная скорость фильтрации отмечена в 7–9 ч. Исследование раскрытия створок, скорости потребления кислорода и выделения аммиака привело к заключению об индивидуальной ритмике этих показателей у черноморской мидии (Слатина, 1986). Однако и здесь результаты связаны, скорее всего, с влиянием условий экспериментов. Нами выполнены предварительные опыты по освещению черноморской мидией воды от взвеси в стеклянном аквариуме большого объема, в котором дно покрывали почти сплошным слоем крупных моллюсков. В темное время суток (при естественном режиме освещения) скорость осветления воды мидиями была существенно выше. В отличие от приведенных данных повышение интенсивности обмена днем характерно как для крупных, так и мелких особей черноморского митилястера (Петров, Ревков, 1987).

Экспериментально установленная зависимость скорости фильтрации моллюсков от температуры проявляется и при изучении сезонных ритмов. Но в природных условиях на температурную зависимость накладываются и другие влияния. Стадия репродуктивного цикла, изменение концентрации пищевых частиц в воде, сезонные изменения скорости роста моллюсков выступают как факторы, влияющие на фильтрацию воды, обмен и питание. Репродуктивная активность вызывает повышение обмена у двустворчатых моллюсков разных видов даже

на фоне сезонного понижения температуры (Алимов, 1981). Это отмечено, в частности, для *M. edulis* (Vooys, 1976).

Исследования сезонного изменения физиологической активности черноморской скаловой мидии показали, что интенсивность дыхания минимальна зимой, возрастает в марте—апреле на фоне повышения температуры воды и созревания гонад, достигает максимума при 14–16 °С (Брайко, Дерешкевич, 1979; Горомосова, Таможняя, 1986; Тимофеев, 1986). После нереста уровень обмена снижается, хотя температура продолжает расти. Впрочем, температура выше 20 °С ингибирует обмен мидий и в экспериментальных условиях.

На скорость обмена моллюсков влияет также степень насыщения воды кислородом (Алимов, 1981). При летнем понижении содержания кислорода в воде черноморская мидия частично переходит на анаэробный обмен, что сопровождается ростом экскреции метаболитов (Горомосова, Таможняя, 1986).

Фильтрационная активность черноморской мидии, определяемая по осветлению воды от взвеси, максимальна в зимне-весенний период и почти вдвое снижается в летне-осенний, так что при 20 °С интенсивность оказывается втрое ниже, чем при 10 °С (Красота, 1986). Но эксперименты в широком диапазоне температур показывают, что скорость фильтрации увеличивается с ростом температуры до 14–18 °С и снижается при температуре более 20 °С (Финенко, 1986; Крук, 1986). Отмечается также, что мидии длиной 11–30 мм проявляют максимальную скорость фильтрации при 16 °С, крупные мидии – при 20 °С (Монин и др., 1982).

4.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЗРАСТА

Исследование роста моллюсков в природных поселениях требует правильного определения их возраста. Многими исследователями получены данные по росту черноморской мидии в различных местообитаниях (Воробьев, 1938; Долгопольская, 1954; Иванов, 1965; 1967, 1968; Драголи, 1966; Миловидова, 1973). Рост ее изучали также в экспериментальных условиях — на пластинах обрастания, в садках (Славина, 1965). В последние годы обширные материалы получены при культивировании черноморской мидии (Иванов и др., 1989). При анализе полученных сведений следует учитывать, что рост мидий отличается значительной вариабельностью и результаты опытов могут сильно отличаться от данных о росте в природных поселениях (Садыхова, 1971). Недавно показано, что возраст мидии достаточно хорошо регистрируется по годичным кольцам на спилах раковины (Шурова, Золотарев, 1988).

У митилястера регистрирующие структуры раковины не являются надежными для определения возраста. Сведения о росте этого вида в Черном и Азовском морях немногочисленны (Воробьев, 1949; Зевина, 1972). В наших исследованиях возраст митилястера определялся при анализе размерной структуры популяции, что облегчалось наличием одного пика размножения в год у этого вида. Обработка данных при этом выполнялась графическим методом "вероятностной бумаги" (Валовая, 1981). Для поселений митилястера из бухты Казачьей использован анализ смещения во времени модальных значений длины раковины. С учетом того, что выборки обнаруживают два пика (младшая и старшая группы), анализировали сезонный ход двух мод и точки минимума между ними ("антимоды").

Для фазеолины первые сведения о росте получены путем беглого сопоставления смещения пиков на графиках размерного состава (Киселева, 1981). Нами был использован тот же метод изучения роста. Параллельно исследовали возможность использования темных и светлых колец на раковине фазеолины для определения возраста моллюска. Ранее такая возможность показана для *Modiolus difficilis* (Гоголев, 1984).

Чередующиеся сине-фиолетовые и белые концентрические полосы

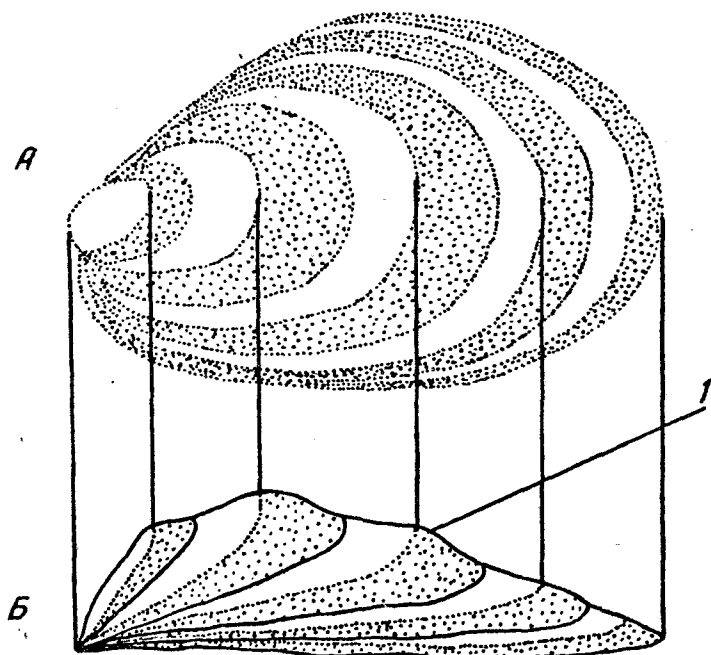


Рис. 18. А — кольца роста на раковине фазеолины; Б — схематический срез створки раковины в продольном направлении; 1 — ребра

на створках фазеолины хорошо видны после удаления конхиолинового слоя. Анализ окраски края раковины фазеолины, собранной в разные сезоны, привел к заключению, что темный край наблюдается в период зимы — начала лета, светлый — приблизительно с середины августа до января. Следовательно, темное и светлое кольца образуются за счет особенностей роста в соответствующие периоды одного года, что дает возможность определять возраст фазеолины по кольцам.

Сравнение взаимного расположения колец и ребер, имеющих на поверхности раковины фазеолины, показало, что ребра соответствуют переходу от светлого кольца к темному (в направлении от макушки к краю), а понижения между ребрами — переходу от темного кольца к светлому (рис. 18). Таким образом, скорость роста раковины в толщину максимальна в декабре—январе и минимальна в августе.

С увеличением возраста фазеолины общее замедление роста приводит к сближению колец. Поэтому у моллюсков старше 9 лет регистрация возраста по кольцам затруднительна. Использовали уравнение Берталанфи, пригодное для описания роста митилид (Заика, 1972). Максимальную продолжительность жизни фазеолины оценивали, сравнивая предельные фактические размеры с ожидаемыми. Иначе говоря, знание роста в возрасте до 9 лет позволяет с помощью этого уравне-

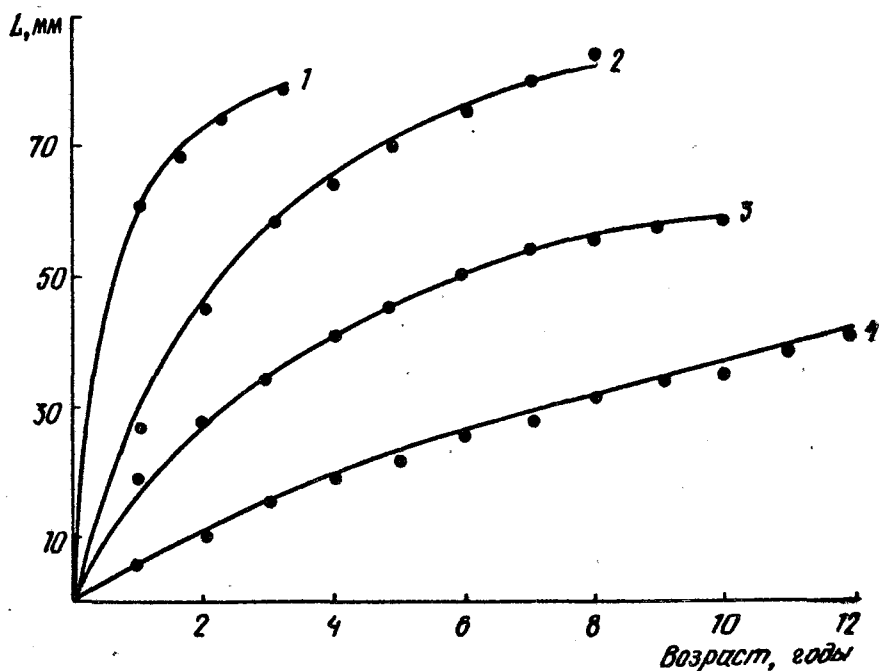


Рис. 19. Линейный рост мидий:

1–3 – *Mytilus galloprovincialis* (1 – по О.Я.Ставиной, 1965; 2 – по А.И.Иванову, 1967; 3 – по А.Л.Драголи, 1966), 4 – *Mytilus edulis* (по Т.А.Матвеевой, 1948). Точки – фактические данные, линии – теоретические по уравнению (10)

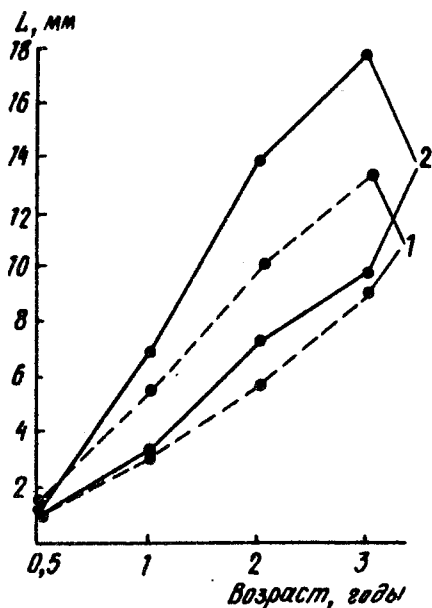
ния с соответственно подобранными параметрами экстраполировать кривую на более старшие возрастные группы.

Сопоставление результатов исследования роста митилястера и фазеолины разными методами показало их непротиворечивость.

4.2. ИНТЕГРАЛЬНЫЕ КРИВЫЕ ЛИНЕЙНОГО РОСТА

Скорость роста митилид сильно меняется в зависимости от многих условий. Поэтому реальные индивидуальные кривые их роста весьма вариабельны. Для общего сопоставления разных черноморских митилид естественно использовать наиболее универсальные черты кривых роста.

Эмпирические кривые группового роста митилид, если строить их по точкам, полученным ежемесячно, не являются плавно возрастающими. Зимнее замедление нарастания размеров делает их ступенчатыми, что показано, например, для средиземноморской мидии (Arnaud, 1966). В Керченском проливе мидия быстрее всего растет в мае–июне,



Р и с. 20. Диапазон изменчивости кривых линейного роста митилястера в поселениях на известковых (1) и вулканических (2) скалах

Соответствующие кривые удовлетворительно описывают эмпирические данные по черноморской мидии, полученные разными авторами (рис. 19). Несмотря на очень большие различия в росте мидии в разных условиях, тип роста остается неизменным, что подтверждается именно применимостью одного уравнения (с разными значениями параметров) во всех случаях. Отметим, что уравнение Бергаланфи пригодно как раз при исследовании роста моллюсков с годовыми интервалами. При более детальном (во времени) анализе роста выясняется, что точки начального роста осевшей молодежи не ложатся на кривую Бергаланфи, если параметры уравнения подобраны по точкам для более позднего роста.

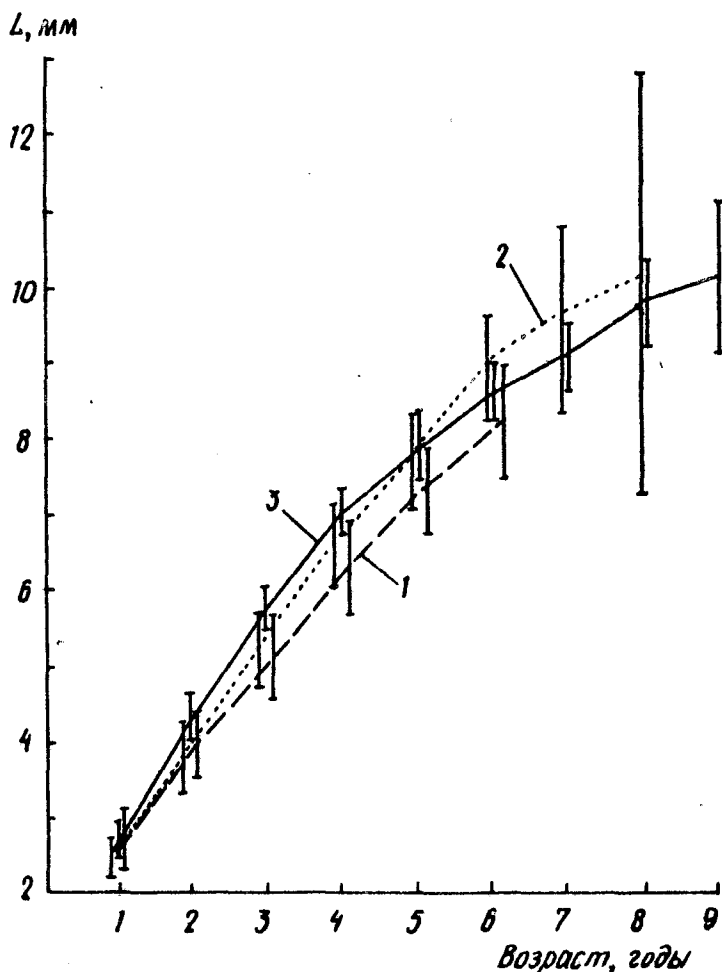
Пределы нормального роста черноморской мидии в разных условиях естественных поселений приблизительно передаются кривыми 2–3 (рис. 19), возможны и любые промежуточные варианты. В экспериментах (кривая 1) рост бывает нетипично быстрым. В этом смысле важно на коллекторах марихозяйств добиться выявления максимальных физиологических потенций роста, нереализуемых в природных местообитаниях. В угнетенном состоянии рост может быть очень медленным. Но описание подобных вариаций интересно лишь в связи с анализом конкретных условий, что часто делают без построения кривых, сравнивая величины приростов одновозрастных моллюсков.

при 14–20 °С (Вижевский, 1987), гораздо медленнее – летом, при более высокой температуре, и зимой при температуре 10 °С и ниже, совсем не растет в феврале. Пренебрегая этой ступенчатостью или просто основываясь на годовых результатах роста, получают сглаженные кривые, которые верно отражают общий ход процесса, но не позволяют выявлять внутригодовую динамику прироста. Рассчитанный по таким кривым прирост является средним для года.

Для аналитического описания сглаженных кривых роста использовано уравнение Бергаланфи:

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-kt}), \quad (10)$$

где L_t – длина моллюска в возрасте t ; L_{∞} ; k – параметры. Заметим, что L_{∞} оценивается по L_m – фактической максимальной длине моллюсков в данном районе.



Р и с. 21. Кривые роста фазеолины из Прибосфорского района (1, глубина 85 м) и из района Кавказа (2, 3, глубина 50 и 80 м)

Местообитания митилястера разнообразны по условиям, отчего и кривые роста переменчивы в большой мере.

Диапазон изменчивости кривых наглядно передается графиком (рис. 20). Отметим, что при сохранении общего типа роста, единого для митилид, митилястер имеет особенности, затрудняющие использование уравнения Бергаланфи или делающие его ненужным. При относительно малой продолжительности жизни этого вида торможение роста молодых в первую зиму жизни моллюсков заметно искажает форму интегральной кривой. Если же исключить этот этап жизни из рассмотрения

(как наложение сезонной динамики роста), то описание оставшегося небольшого участка кривой с помощью уравнения вообще излишне.

Фазеolina обитает в более стабильных условиях, и можно ожидать меньшей изменчивости ее роста. Впрочем, рост этого вида исследован впервые и сведения о его вариабельности пока не накоплены. По смещению пиков размерной структуры и на основе анализа колец роста получены близкие результаты (рис. 21). Интегральная кривая линейного роста фазеолыны описывается уравнением Берталанфи в виде

$$L_t = 15,1 (1 - e^{-0,14t}), \quad (11)$$

где L_t — длина раковины в миллиметрах, возраст в годах.

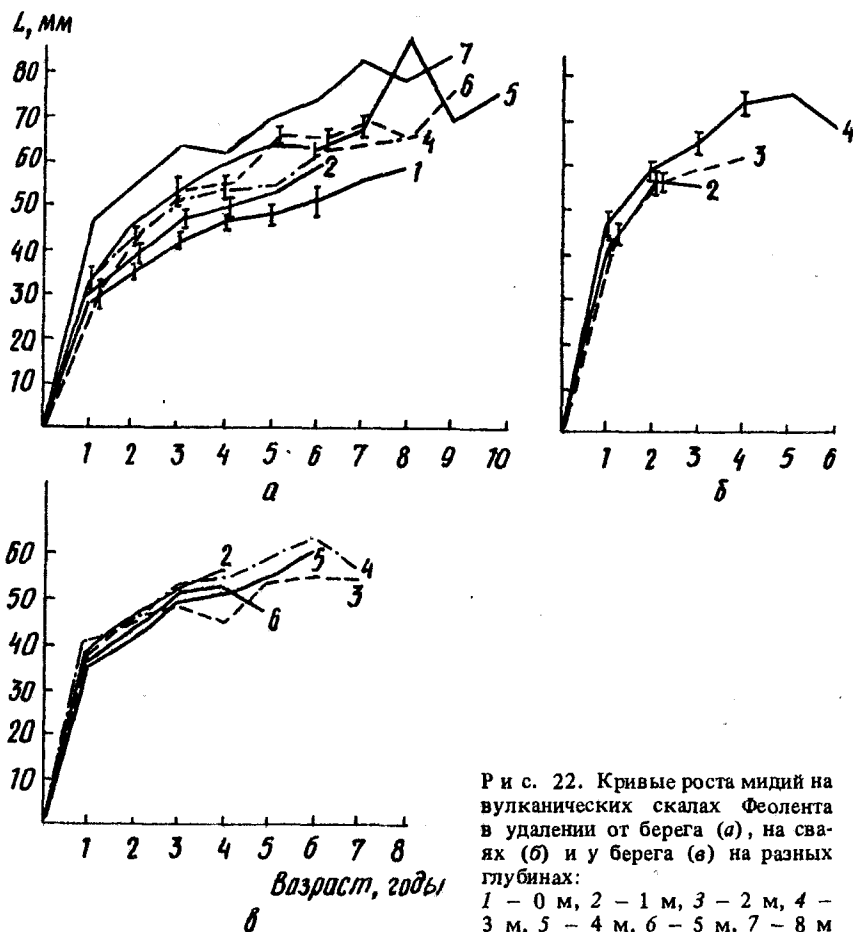
Как упоминалось, сближение колец по мере роста затрудняет определение возраста фазеолыны старше 9 лет. По уравнению (11) с учетом фактических предельных размеров раковины (14–14,2 мм) максимальная продолжительность жизни фазеолыны составляет 18–19 лет.

4.3. ВЛИЯНИЕ НА РОСТ ОТДЕЛЬНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Много публикаций посвящено детальной разработке аналитических формул, описывающих характер онтогенетических изменений абсолютных и относительных приростов (Заика, 1985). Ход среднегодовых приростов митилид с возрастом полностью соответствует этим математическим моделям и хорошо исследован для черноморской мидии из разных местообитаний. Важно подчеркнуть, что исследование экологических аспектов роста должно проводиться не только на одноразмерных моллюсках, но и с учетом их возраста. Наиболее информативны сведения о росте митилид в первый год их жизни, когда удельные приросты максимальны и легче выясняются различия в скоростях роста. Кроме того, от результатов роста на первом году в известной мере зависят и дефинитивные размеры митилид, поскольку вклад этого периода в интегральный итог ростовых процессов значителен.

Исследование связи между скоростью роста массы одноразмерных мидий и температурой (Аболмасова, 1987) показало торможение скорости роста зимой и ее возрастание с увеличением температуры приблизительно до 17–18 °С. Более высокие температуры действуют на рост мидий угнетающе.

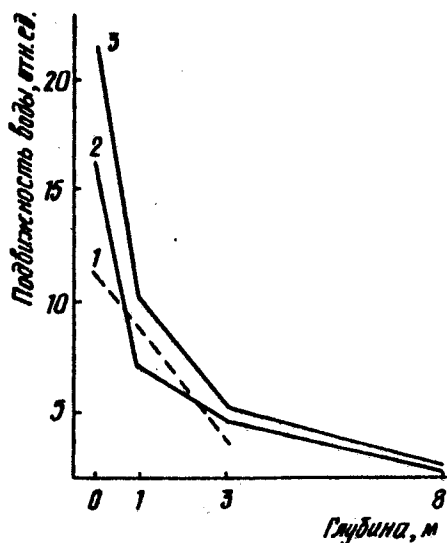
Одновременно установлено, что осенью при температурах 17 и 12 °С скорость роста на порядок выше, чем при аналогичных температурных условиях весной. Предположительно это различие связано с тем, что весной велики траты мидий на размножение. При анализе сезонной динамики роста желательно учитывать также влияние условий питания моллюсков, но этот вопрос мало изучен. Таким образом, при исследовании природных поселений митилид влияние отдельных факторов вычленить довольно сложно.



Р и с. 22. Кривые роста мидий на вулканических скалах Феолента в удалении от берега (а), на сваях (б) и у берега (в) на разных глубинах:
1 — 0 м, 2 — 1 м, 3 — 2 м, 4 — 3 м, 5 — 4 м, 6 — 5 м, 7 — 8 м

Анализ роста митилястера, по данным об изменениях размерной структуры поселений, не дает надежной основы для детального обсуждения температурных влияний. Можно лишь констатировать явное зимнее замедление роста как молодежи, так и моллюсков старших возрастных групп.

Фазеолина обитает при постоянно низкой температуре, которая не является, следовательно, фактором, вызывающим вариабельность роста у этого вида. По сравнению с другими митилидами скорость роста фазеолы гораздо ниже. Максимальные размеры фазеолы и митилястера сопоставимы, но длина 10 мм достигается первым из видов в возрасте 8 лет, вторым — в 2 года. В определенной мере эти различия связаны с температурными условиями обитания.



Р и с. 23. Изменение степени подвижности воды с глубиной на прибрежных (1, 2) и удаленных от берега (3) скалах в районе Феолента

Отмечено достоверное влияние глубины на рост митилид. В то же время очевидно, что воздействие оказывает не глубина сама по себе, но связанные с нею другие факторы. Поэтому роль глубины по-разному проявляется в несхожих в тех или иных отношениях местообитаниях. Показательны материалы по росту мидий на вертикальных поверхностях.

На вулканических скалах у берега в районе мыса Феолент темп роста мидий на глубинах 0–5 м достоверно не различается (рис. 22). На таких же скалах из того же района, но несколько удаленных от берега, скорость роста моллюсков явно возрастает с увеличением глубины от 0

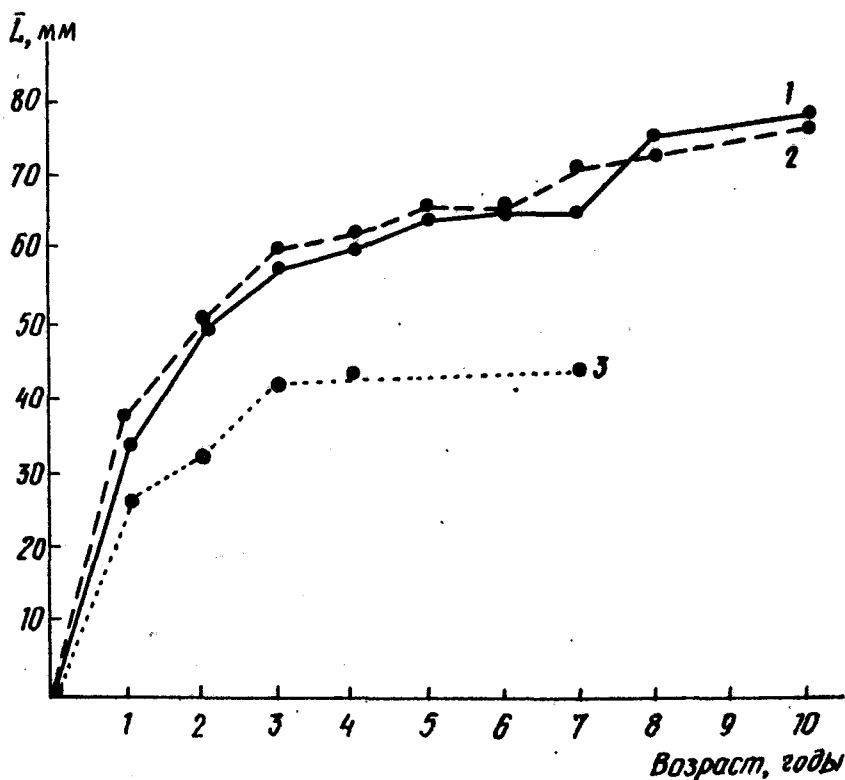
до 8 м. Аналогичное явление зарегистрировано и на сваях у открытого берега, хотя и слабее выражено. Здесь достоверно различаются, например, размеры годовиков мидий на глубинах 1 и 3 м.

Если бы отмеченные изменения скорости роста мидий с глубиной были связаны с температурным режимом или условиями питания, то они проявлялись бы сходным образом во всех трех местообитаниях, судя по имеющимся данным. Среди иных факторов привлекает внимание прибойность. Она хорошо выражена во всех обсуждаемых точках моря. Общая подвижность воды, измеренная у скал на глубинах 0, 1, 3 и 8 м, экспоненциально снижается с глубиной (рис. 23).

Ингибирование роста моллюсков прибойностью неоднократно рассматривалось в публикациях (Савилов, 1953; Солдатова, 1979; Асиф, 1979). В анализируемых случаях прибой, несомненно, оказал влияние на изменение скорости роста с глубиной. Но полный анализ приведенных данных требует одновременного учета нескольких факторов, т.е. полного сравнения соответствующих местообитаний.

Судя по предельным размерам митилистера, условия роста этого вида также обычно улучшаются с глубиной.

Влияние прибойности на рост мидий подтверждается и данными, полученными на различных сторонах выдвинутой в море скалы Золотые ворота (Карадаг). Рост в разном возрасте и достигаемые мидией предельные размеры весьма значительно отличаются с восточной,



Р и с. 24. Кривые роста мидий на глубине 2 м на северной (1), южной (2) и восточной (3) сторонах скалы Золотые ворота (Карадаг)

наиболее подверженной прибою, стороны скалы (рис. 24). Угнетение роста прибоем здесь проявляется очень наглядно.

4.4. РОСТ В РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

Велики отличия в росте митилид из разных местообитаний. Вариации кривых роста хорошо исследованы для скаловой и иловой мидии (Драголи, 1966). Анализ конкретных причин, определяющих различия скорости роста, затруднен сложным совокупным воздействием многих факторов.

Выполнен дисперсионный анализ размеров одновозрастных мидий из нескольких точек в районе Севастополя с учетом характера субстрата и глубины (Валовая, Холодов, 1983). Максимальные средние размеры годовиков достоверно различались по местообитаниям, при общей амплитуде варьирования от 34 до 50 мм.

Двухфакторный дисперсионный анализ размеров двухлетних мидий подтвердил улучшение роста с глубиной (от 1 до 3 м), но эффект глубины оказался в 15 раз слабее по сравнению с влиянием на рост мидий района, из которого они взяты для анализа.

Одновременно выяснено, что максимальные отличия темпов роста наблюдаются в первые 2–3 года жизни моллюсков, так, в 2 года — в 11 раз. Темпы роста мидий в возрасте 7–8 лет малы и почти не связаны с условиями обитания.

Хорошие условия роста мидии наблюдаются на скалах района Карадага, защищенных от сильного прибоя. Здесь за первый год жизни моллюски достигают длины 30–38 мм, а в возрасте 10 лет — 80–88 мм.

Высок темп роста мидии в Джарылгачском и Тендровском заливах с глубин до 10 м (Золотарев и др., 1987). Параметры уравнения роста (10) равны соответственно $L_m = 90,3$ и $80,3$ мм, $k = 0,268$ и $0,338$. На этих же глубинах в открытых прибрежных участках района Одессы k составляет $0,212$ – $0,281$, в более глубоководных участках $k = 0,315 \div 0,389$.

Попытка анализа совокупного действия различных факторов выполнена на примере мидий, обитающих на вертикальных поверхностях свай и скал (материалы по росту этих моллюсков приведены на рис.22). Указывалось, что повышение скорости роста с глубиной связано с понижением гидродинамического воздействия при волнении моря. Но напомним, что на прибрежных скалах достоверных различий в темпах роста с глубиной не найдено, и это требует дополнительных объяснений. Кроме того, интенсивность роста мидий на всех глубинах наиболее высока на сваях и последовательно снижается на скалах прибрежных и удаленных от берега.

Обращено внимание на то, что у подножья свай и удаленных от берега скал грунт песчаный, тогда как у прибрежных скал дно покрыто галькой. В период штормов к ударам волн здесь добавляются удары камней о скалу, повреждающие мидии, что, несомненно, замедляет их рост. Известно, например (Садыхова, 1971), что поверхностный надпил наружного слоя раковины мидии Грайана приводил к годичной задержке роста.

Вероятность механического повреждения мидий на прибрежных скалах уменьшается от дна к поверхности, тогда как тормозящее рост действие общей подвижности воды снижается с глубиной. Этим предположительно объясняется выравнивание условий роста по глубине. Торможение роста сразу двумя факторами, связанными с волнением моря, плохо увязывается с тем, что скорость роста мидий на прибрежных скалах выше, чем на удаленных от берега. В этой связи следует учесть, что у прибрежных скал, по данным измерений подвижности воды, общая степень прибойности на глубине 0–1 м на 30 % меньше (рис. 23).

Наконец, высокая скорость роста мидий на сваях может объяснять

ся зарегистрированной здесь наименьшей плотностью поселений моллюсков. На сваях существенно ниже численность мидий на единицу площади, а количество митилястера в 17–35 раз меньше, чем на скалах. Возможно, что снижение взаимного угнетения моллюсков на сваях находит отражение в максимальных темпах их роста.

Не все приведенные соображения строго доказательны, и не все существенные факторы учтены, но анализ показывает сложное переплетение причин, влияющих на рост.

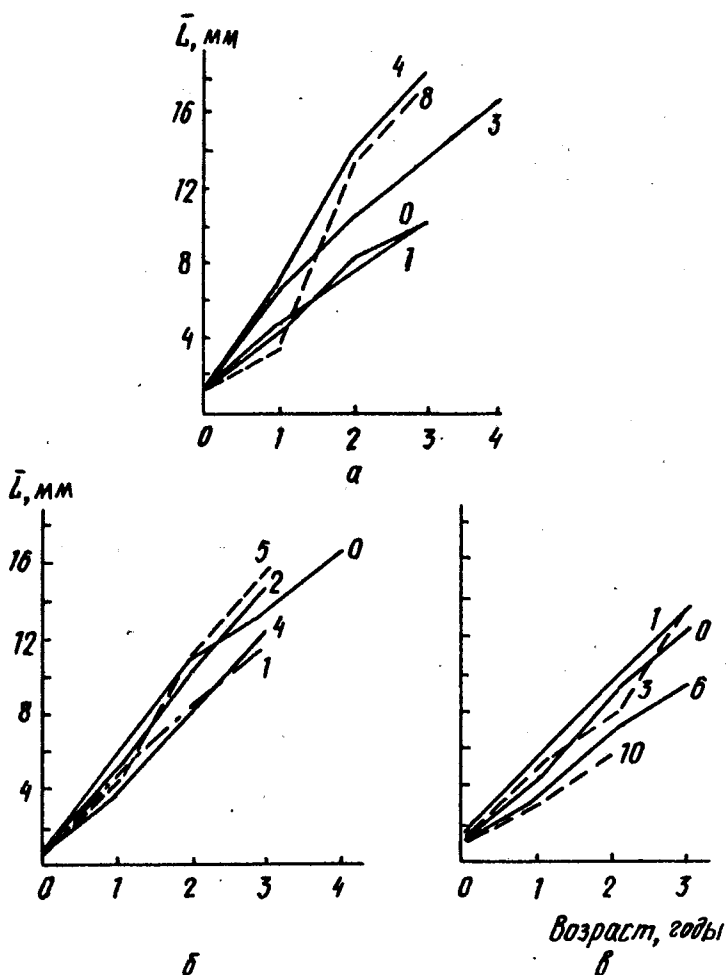
Выше сравнивался рост на вертикальных поверхностях в схожем диапазоне глубин, в этом отношении субстраты были однотипными. Следует отметить, что исследователи обрастаний искусственных субстратов давно обратили внимание на обычное улучшение роста мидий на таких субстратах. Этот эффект иногда связывают с тем, что искусственные субстраты обычно находятся ближе к поверхности моря, а главное — вне придонного слоя воды. Ограничимся одним примером: рост мидий на сваях (на глубине до 2 м) идет в 1,5–2 раза быстрее, чем на каменных банках с глубиной 10–12 м (Садыхова, 1986).

Данные по росту митилястера на тех же скалах показывают определенное соответствие с обсужденными материалами по росту мидий. На удаленных от берега скалах темп роста митилястера возрастал с глубиной, на прибрежных — варьировал в меньшей мере и случайным образом (рис. 25). Но ведущие внешние факторы роста для митилястера, вероятно, несколько иные.

На удаленных от берега скалах митилястер располагался более или менее равномерно под покровом мидий, в промежутках между ними. Тем самым митилястер относительно защищен от прямого воздействия прибой. Возрастание темпа роста мидий с глубиной имело следствием увеличение доли более крупных особей в поселении. Соответственно возрастали и размеры промежутков между мидиями. Митилястер поэтому с глубиной приобретал больше возможностей для роста без механических помех, испытывал меньшее тормозящее воздействие плотности поселения. Показательно, что средние размеры митилястера в возрасте 3 лет на глубине 0–1 м составляли 10 мм, на глубине 3 м — 16, на глубине 4–8 м — 18.

На прибрежных скалах митилястер образовывал самостоятельные поселения, кроме того, внедрялся в "пятна" мидий, которые здесь более мелкие. Темп роста митилястера, в отличие от мидий, на прибрежных скалах ниже, чем на удаленных от берега. Возможно, сказывается меньшая защищенность митилястера покровом мидий от различных повреждающих факторов. Но следует учесть и вероятность более сложного по своей природе позитивного влияния мидий на рост митилястера, о котором можно судить по результатам специальных экспериментов.

В боксы объемом 400 мл помещали по 2 митилястера длиной 6–10 мм и 1–2 крупные мидии. В контрольных боксах митилястеры на-



Р и с. 25. Линейный рост митилястера на разных глубинах на вулканических скалах вдали от берега (а), у берега (б) и на известковых скалах у берега (в); 0–10 – глубина в метрах

ходились без мидий. Бюксы помещали в проточную воду естественной для моря температуры, ежедневно меняли в них воду, делали поддувку воздухом. Регистрировали прирост митилястера за 1 месяц экспозиции у 18 экспериментальных и 18 контрольных особей.

В опытных бюксах прирост составил $0,36 \pm 0,12$ мм, в контроле – $0,14 \pm 0,03$. Следовательно, установлена существенно более высокая скорость роста митилястера в присутствии мидии, не связанная с механической защитой первого вида вторым. Можно предполагать, что при-
70

существование мидий каким-то образом улучшает условия питания митилястеров.

О темпах роста митилястера можно судить по данным о размерах, достигаемых за 2 года жизни. В "чистых" (моновидовых) поселениях длина моллюсков этого возраста 6–10 мм в таких разных местообитаниях, как открытое побережье у мыса Фиолент и кутовая часть бухты Казачья. В поселениях с мидией длина двухлеток гораздо выше — 7–14 мм. Но это не предел темпа роста, поскольку на пластинах образований в толще воды митилястер за 16 месяцев достигал 19 мм (Гринбарт, 1948; по Зевиной, 1972).

Еще интенсивнее рост митилястера в Азовском море, где за два года он вырастает до 17–22 мм (Воробьев, 1949), и в Каспийском море — до 15–20 мм (Арнольди, 1938; Зевина, 1972).

Зона обитания фазеолины характеризуется относительно разнообразными условиями. Сопоставление темпов роста фазеолины из северо-западного района моря (глубина 60 м) и района кавказского побережья (с глубин 60 и 80 м) не показало достоверных отличий для моллюсков в возрасте от 1 до 9 лет.

Завершая изложение данных о росте митилид, следует еще раз подчеркнуть большое влияние условий питания, к сожалению, остающееся мало изученным для естественных местообитаний. Отставание в росте при лимитировании пищей может быть весьма существенным. Если в районе Севастополя в разных местообитаниях годовики мидии достигают длины 34–50 мм, то в бассейнах Очаковского экспериментального хозяйства (Кинбурнская коса) при высокой плотности посадки мидий в контейнерах и на коллекторах и при слабом водообмене мидии в возрасте 2–3 лет имели среднюю длину 35 мм (Зайка, Валовая, 1985).

Лимитирование роста иловой мидии недостатком пищи предполагается для южной части Каркинитского залива (глубина 15–33 м). Исследована длина моллюсков в возрасте трех лет для разных станций в связи с биомассой мидий (Шурова, Золотарев, 1986). Обнаружена обратная зависимость между длиной трехлеток (l_3) и биомассой (B), выраженная в виде $l_3 = 45,4 - 3,525B$. Характерно, что в мелководных районах того же залива связи между длиной трехлеток и биомассой мидийных поселений не обнаружено. Это дало основание авторам заключить, что причиной торможения роста мидий при увеличении биомассы в южной части залива является лимитирование их общим количеством доступной в этом районе пищи. В этих условиях увеличение биомассы обостряет конкуренцию и дефицит рациона каждой особи.

Эти материалы и предложенная интерпретация вызывают дополнительные вопросы. Угнетение роста моллюсков при повышении их плотности может объясняться не только ростом конкуренции за пищу. Но отсутствие такого угнетения в мелководных районах лишает другие

гипотезы преимуществ перед предложенной. В то же время последняя оказывается тесно связанной с вопросом о том, насколько локальными могут быть различия в пищевой обеспеченности донных сестонофагов с пространственным масштабом неоднородности "пищевого поля" в придонной воде.

Если диффузия и перенос взвеси по горизонтали быстро выравнивает ее концентрацию, то изъятие из воды всей доступной пищи моллюсками в местах с их высокой биомассой вызывало бы дефицит пищи и в смежных участках с низкой биомассой. Торможение роста охватило бы весь район.

Следовательно, объяснение обратной зависимости между скоростью роста мидий и их биомассой через лимитирование пищей в относительно бедном ею районе приемлемо лишь при условии, что изъятие пищи моллюсками оказывает по преимуществу узко локальный эффект.

Обратив внимание на эти сложности и возможные альтернативы, считаем гипотезу лимитирования пищей наиболее обоснованной именно потому, что узко локальные эффекты осветления придонной воды поселениями мидий подтверждаются прямыми подводными наблюдениями, частью выполненными в том же Каркинитском заливе (см. разд. 9.4').

ГЛАВА 5

РАЗМНОЖЕНИЕ

5.1. ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ

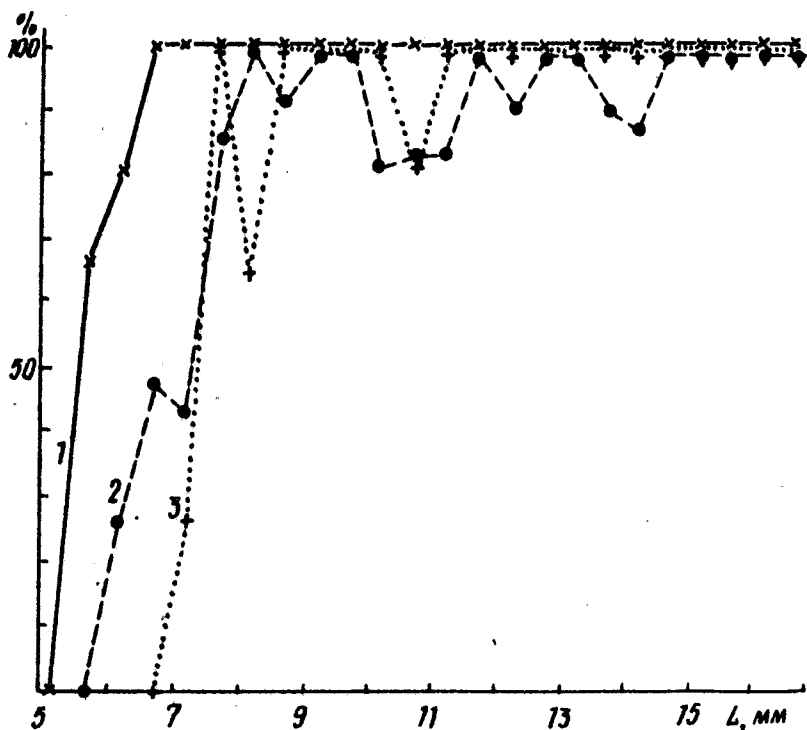
Для черноморской мидии разные авторы приводят несовпадающие данные о возрасте и размерах моллюсков, достигающих половой зрелости, о соотношении полов. Это объясняется сезонной и биотопической изменчивостью в скоростях развития, фактической вариабельностью соотношения полов, но отчасти и методическими причинами.

Считалось, что мидия созревает на второе лето жизни при минимальной длине 30 мм (Воробьев, 1938; Славина, 1965). Позже обнаружили половозрелых сеголеток, начиная с 25 мм (Иванов, 1968а). Наконец, скаловая мидия из бухты Казачьей (район Севастополя) оказалась половозрелой при длине 22–23 мм, иногда даже при 18 мм (Романова, 1990б). Отметим, что созревание *Medulis* из Балтийского моря регистрируется при длине 6–7 мм, а на гистологических срезах пол можно различить даже при 2 мм (Kautsky, 1982).

У отнерестившихся мидий гонада принимает вид тонкой пленки, что усложняет анализ соотношения полов в сезонном аспекте. Сообщение о том, что у Карадага все исследованные мидии были гермафродитами (Виноградова, 1950), не подтверждается многочисленными более поздними исследованиями. Мидии, как правило, раздельнополы и большинство авторов отмечают редкую встречаемость гермафродитных особей. Так, из 2500 экз исследованных в окрестностях Севастополя лишь 6 были гермафродитными. Для Керченского пролива указывается, что гермафродитные особи составляют 0,6–1,4 % (Монин, Золотницкий, 1986).

Проявление гермафродитизма может меняться по сезонам в связи с циклом размножения. У черноморской мидии отмечается появление гермафродитов в период нереста (Остроумова и др., 1986), у *M. galloprovincialis* из Венецианской лагуны — только в ноябре (Da Ros et al., 1985). Для сравнения укажем, что у *Ctenomytilus grayanus* из Японского моря доля гермафродитных особей составила 2,5 %, причем они наблюдались лишь среди наиболее крупных моллюсков (Кутищев, Дроздов, 1974).

Соотношение полов у черноморской мидии изменчиво. По В.П. Воробьеву (1938) отношение 1:1 характерно для молодых моллюсков, тогда как среди 3–5-летних несколько доминируют самцы. Другие ав-



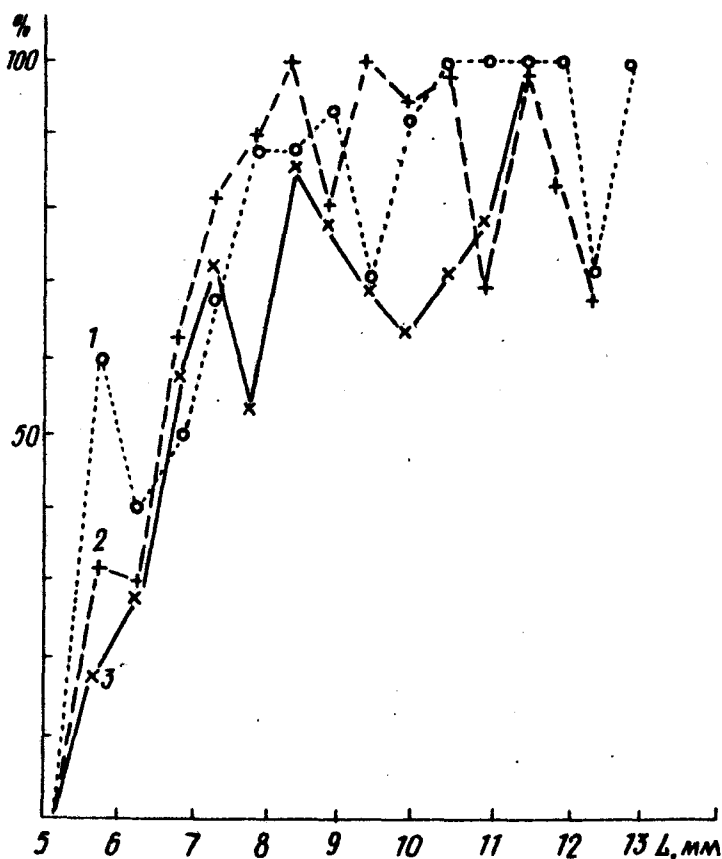
Р и с. 26. Количество половозрелых особей митилястеров (%) разного размера в популяциях из бухт Казачьей (1), Ласпи (2), Стрелецкой (3)

Т а б л и ц а 7. Доля самцов (%) в популяции иловой мидии

Месяц	Размеры, мм			
	20-39	40-49	50-59	60-69
Май	—	58	50	57
Июнь	50	68	65	50
Июль	73	65	52	55
Август	91	59	53	55

торы отмечали незначительное доминирование самцов среди относительно мелких мидий с переходом доминирования к самкам у старших возрастных групп (Монин, Золотницкий, 1986). Отметим, что значительное (от 51 до 10 %) падение доли самцов с увеличением размеров моллюсков установлено для *S. gyaanus* (Кутищев, Дроздов, 1974).

Детальные сведения о соотношении полов у иловой мидии из района Качи (под Севастополем) опубликовала Г.А.Киселева (1972). Объединив приведенные ею величины в более представительные группы (табл. 7), убеждаемся, что доля самцов была не ниже 50 % и в сред-



Р и с. 27. Количество половозрелых особей фазеолины (%) разного размера в популяциях из Прибосфорского (1, глубина 85 м) и Кавказского (2, 3, глубина 50 и 80 м) районов

нем снижалась с увеличением размеров моллюсков. Заметны также сезонные колебания, по-видимому, связанные с особенностями цикла размножения разных размерных групп. В частности, в группе моллюсков длиной 20–40 мм большинство особей впервые приступают к размножению в конце лета, тогда как у более крупных (в той же популяции) два пика нереста приходятся на начало июня и начало августа.

По данным за другие годы в популяции иловой мидии в июле–сентябре среди особей длиной более 55 мм доля самцов составляла 50–57 %. Однако у скаловой мидии из разных точек в окрестностях Севастополя и в различные сезоны доля самцов среди крупных особей нередко снижалась до 20–30 % и даже до нуля.

Митилястер в отношении полового созревания исследован в бух-

тах района Севастополя. В популяции из друз мидии, собранных в бухте Казачьей, половозрелые митилястеры начинают появляться среди особей с длиной раковины 5,5–6 мм (рис. 26). Все моллюски длиной 6,5 мм и более являются половозрелыми. В бухте Омега (в июне) ооциты диаметром 20–40 мкм обнаружены у моллюсков длиной 4–5,5 мм. В бухте Ласпи созревшие митилястеры появляются при длине 6 мм, а в размерной группе 7 мм и более доля половозрелых превышает 50 %. В бухте Стрелецкой созревание отмечается при длине 7 мм, а при 7,5 мм половозрелыми оказываются около 50 % митилястеров.

Таким образом, размеры митилястеров, достигших зрелости, возрастают в ряду бухт Омега, Казачья, Ласпи, Стрелецкая. Можно отметить, что последняя из них наиболее загрязненная. Связь созревания с возрастом митилястеров в обсуждаемых случаях остается неясной, поскольку есть основания считать бухты различающимися по условиям роста моллюсков. Иными словами, митилястеры из бухты Стрелецкой могут оказаться более крупными при том же возрасте, что и в других перечисленных местообитаниях.

Соотношение полов в популяциях митилястера из разных бухт было равным 1:1.

Половое созревание фазеолины также исследовано в трех районах, результаты представлены графически (рис. 27). Появление половых продуктов наблюдалось при достижении длины около 5,5 мм, доля созревших увеличивалась до длины 8 мм, далее колебалась вокруг средней. Отмечены значительные колебания в наполнении гонад. Среди фазеолины длиной 6,5 мм и более во всех трех районах половозрелыми были свыше 50 % особей.

Соотношение самцов и самок в популяциях из района Ялты (глубины 70, 90 и 100 м), Кавказа (50 и 80 м), Прибосфорского района (85 м) в разные сезоны колебалось от 1,3:1 до 1:1 и в среднем составляло 1,08:1.

5.2. ГОДОВОЙ ЦИКЛ ГОНАД МИДИЙ В СВЯЗИ С РАЗМЕРАМИ И ДИНАМИКА ВЫМЕТА ГАМЕТ

Сравнительное описание сезонных изменений в состоянии гонад иловой и скаловой мидий для района Севастополя дала Г.А.Киселева (1972). Отметим, что приводимые ниже сроки характерны для исследованного периода, но могут меняться от года к году.

У иловой мидии в январе–феврале гонады имели вид тонкой пленки. Узкие просветы половой железы самки только начинали наполняться мелкими разноразмерными яйцами I и II стадий развития. В марте–апреле протоки гонад расправлены, их вздутия полны развивающимися яйцами. Возрастала и доля особей с активным состоянием гонад. К маю у самок и самцов иловой мидии половые железы достигали III–IV ста-

дий зрелости. В обширных фолликулах гонад самок, готовых к нересту, видна масса яиц характерной розовой окраски. Гонады самцов заполнены зрелыми спермиями. В мае отмечались первые отнерестившиеся моллюски. Разгар нереста иловой мидии приходился на начало июня.

К концу июня нерест был завершен. Гонады вступали в фазу малой активности. Невыметанные гаметы начали резорбироваться и пол моллюсков становился неразличимым. После краткого периода покоя, в июле, в популяции иловой мидии снова появились особи с созревающими гаметами. Летний гаметогенез более краток из-за повышенной температуры. После второй вспышки нереста (август) гонады снова пассивны. В октябре у большей части иловой мидии гонады пустые.

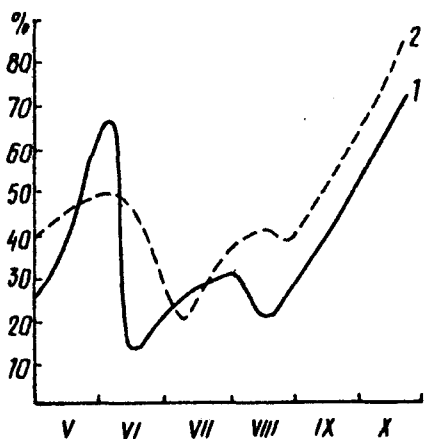
Параллельные наблюдения за скаловой мидией показали, что к первому нересту они приступили в марте—апреле и завершили размножение к маю. Летний перерыв в размножении длился до сентября, а в октябре еще продолжался активный нерест.

Таким образом, в годовом цикле половых желез скаловой и иловой мидий наиболее типичными являются два периода активности, сменяемые фазами покоя — летней и зимней, из которых вторая более продолжительна. Сроки прохождения каждого этапа у двух форм черноморской мидии различаются, что несомненно связано с особенностями местообитаний, в первую очередь — с различиями в температурном режиме у поверхности и на глубинах обитания иловой мидии.

Именно экологическая обусловленность сезонной цикличности в состоянии гонад приводит к тому, что календарные сроки этапов не жестко фиксированы, а зависят от гидрологических особенностей каждого года. Г.А.Киселева (1972) отмечает, что внешние условия могут сильно смещать сроки созревания половых продуктов. У моллюсков, не успевших приступить к размножению до осеннего снижения температуры, наблюдается резорбция невыметанных гамет, половые протоки заполняются остатками распавшихся яиц и капельками жира. Позже гонады принимают вид, характерный для фазы покоя. Температурная обусловленность размножения мидий детально рассматривается в разделе 8.4.

Выброс мидией гамет стимулируется также вспышкой развития фитопланктона. Экспериментально это показано для *M. californianus* при кормлении культурой водорослей и даже при добавлении вытяжки из культуры (Smith, Strehlow, 1983). Полевые данные приведены в разделе 6.2.

Г.А.Киселева (1972) отмечает, что как мелкие, так и крупные мидии проходят все стадии развития гонад приблизительно в одни сроки. При рассмотрении этого вопроса более детально использованы данные о доле иловых мидий с неразличимым полом (Киселева, 1972, табл. 1). Сгруппировав величины для мидий размерами 40—49 и 50—69 мм, точки аппроксимировали плавными усредняющими линиями и получили схематизированный график (рис. 28). У мидий от 40 до 69 мм в период



Р и с. 28. Сезонная динамика процента иловой мидии с неразличимым полом: 1 — моллюски длиной 40–49 мм, 2 — 50–69 мм

ют, и завершают раньше. Начинаящийся третий цикл созревания половых продуктов (снижение кривых в августе) прерывается осенним снижением температуры. В каждой из групп летнее развитие гонад требует приблизительно двух месяцев. Такой же срок занимает и весеннее формирование гонад (Романова, 1990б)

Отметим, что для *M. edulis* из Балтийского моря также зарегистрировано более быстрое прохождение цикла созревания и размножения у мелких особей длиной 10 мм (Kautsky, 1982).

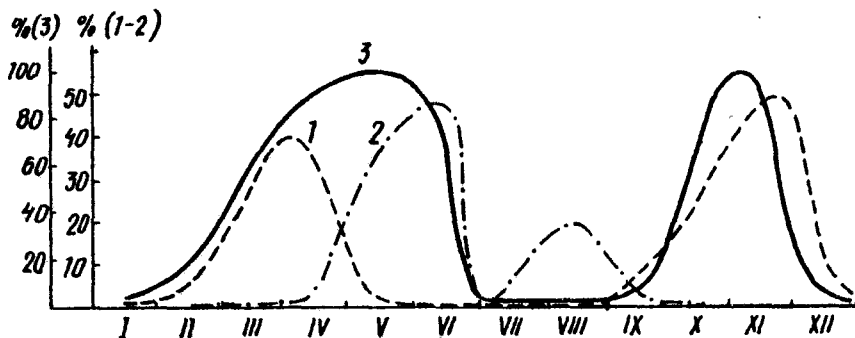
Исследования годового цикла гонад и вымета гамет имеют особую ценность для определения сроков и условий размножения митилид в конкретных местообитаниях. Это связано с трудностью дифференцировки их планктонных личинок. Авторы многих работ судят о пиках размножения мидии по динамике личинок в планктоне, фактически основываясь на суммарной численности личинок всех митилид. Характерно, что личинки митилястера не упоминаются в большинстве публикаций даже для тех сезонов и районов, где они заведомо делают большой вклад в общее обилие меропланктона.

Кроме того, число личинок в планктоне трудно увязать с размножением определенных популяций митилид, например, скаловой и иловой мидии, нерест которых происходит несинхронно. Поэтому измерение температуры у поверхности моря в период массового появления личинок митилид также весьма ориентировочно характеризует температурные условия и сроки размножения конкретных популяций.

Г.А.Киселевой (1972) приведены данные о соотношении моллюсков на разных стадиях созревания гонад, полученные в течение большей

май–август особи с неразличимым полом — это недавно отнерестившиеся и пик их обилия должен следовать за пиком вымета гамет. В сентябре–октябре половые клетки резорбируются даже у особей, не успевших отнереститься, что и приводит к крутому возрастанию кривых.

Следовательно, график позволяет для периода май–август судить об относительной динамике размножения обеих размерных групп. Несмотря на неопределенность, вносимую разбросом точек, можно констатировать, что мелкие мидии начинают первый нерест позже, но завершают его раньше, чем крупные. Второй нерест мелкие мидии и начина-



Р и с. 29. Сезонная динамика процента мидии на стадиях начала и частичного вымета и численности личинок в планктоне:

1 — скаловая мидия, 2 — иловая мидия, 3 — личинки в планктоне (1-2 — процент от числа мидий в выборке, 3 — процент от максимальной численности)

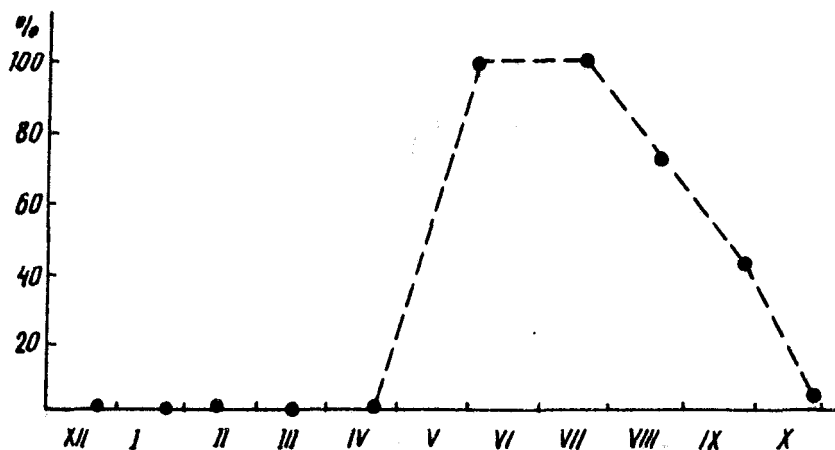
части года для скаловой и иловой мидии. Уместно принять, что интенсивность суммарного нереста тесно коррелирует с долей особей, находящихся на стадиях начала и частичного вымета (Киселева, 1972, табл. 2-3). Аппроксимируя соответствующие точки усредняющей кривой, получаем график (рис. 29).

Первый пик вымета гамет у иловой мидии наблюдался в мае-июне, второй Г.А.Киселевой отнесен к концу августа — началу сентября. Но если судить по сглаженной кривой доли особей, находившихся на начальных стадиях вымета, вершина пика пришлась на вторую декаду августа. О том же свидетельствует и анализ динамики частот у моллюсков с неразличимым полом (рис. 28).

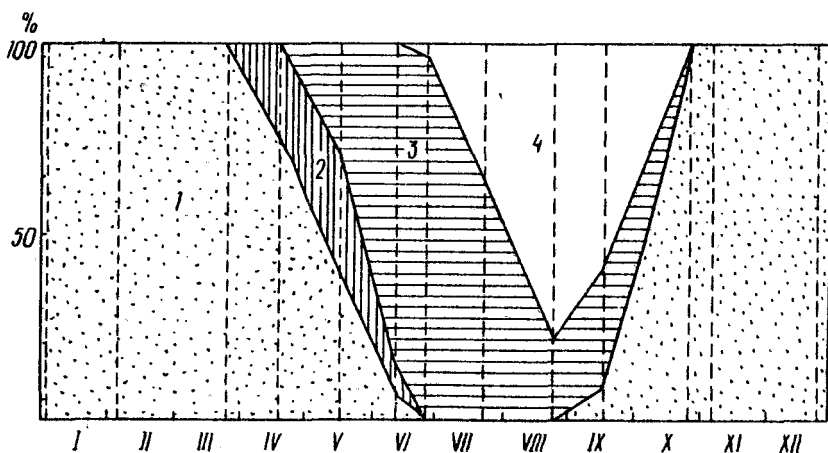
Первый массовый вымет гамет у скаловой мидии происходил в конце марта, второй пик нереста наблюдался значительно позже, чем у иловой мидии. Таким образом, летний перерыв в размножении мидий связан с продолжительностью нового цикла созревания гонад и одновременно с угнетением полового процесса высокими летними температурами, что больше сказывается в зоне обитания скаловой мидии.

Согласно данным Г.А.Киселевой (1972), второй нерест иловой мидии в районе Севастополя в 1967 г. был маломощным. Ход обилия пелагических личинок в разные годы (Захваткина, 1963) также свидетельствует, что в июле-августе обычно наблюдается мало мидии в планктоне (рис. 29). Суммарная численность ее планктонных личинок связана и с гидрологическими особенностями года, и с мощностью поселений двух форм этого вида в районе исследований. Но там, где скаловая мидия обильна, первая весенняя вспышка численности личинок митилид в планктоне, как правило, обязана этой форме мидии.

Биологическая весна может сильно запаздывать, что наблюдалось, например, в 1985 г. Исследование гаметогенеза мидии в бухте Ласпи в этот период показало (Пиркова, 1986), что в марте и первой половине



Р и с. 30. Количество митилястеров со зрелыми гонадами в разные сезоны в бухте Ласпи



Р и с. 31. Сезонная динамика гаметогенеза митилястера в бухте Омега:

1 — 4 — стадии зрелости (см. текст), вертикальные линии — сроки отбора проб

апреля 92 % скаловой мидии находилось на нерестовой стадии, но вымет гамет не происходил. В результате в июле продолжалось нерест 70 % особей. В августе на стадии нереста находилось 18 % взрослых моллюсков, в середине сентября — 30, в октябре — 40 %. У иловой мидии первый пик нереста пришелся на начало июля, в августе наблюдался перерыв. Второй пик вымета гамет у обеих форм происходил одновременно.

5.3. ГОДОВОЙ ЦИКЛ ГОНАД И РАЗМНОЖЕНИЕ ПРОЧИХ ВИДОВ

Исследование состояния гонад митилиастера в поселениях у мыса Феолент показало (Валовая, 1981), что самцы и самки достигают преднерестовой стадии в июне. В середине июля все моллюски были с пустыми гонадами. Таким образом, вымет половых продуктов происходит в конце июня—июле.

В бухте Ласпи моллюски со зрелыми гонадами начали появляться в мае (рис. 30). Процент зрелых особей достиг максимума в июне и начал снижаться лишь в августе (Ревков, 1984).

Более детальное исследование выполнено на митилиастере из прибрежных местообитаний бухты Омега (данные Н.В.Остапенко). Было выделено четыре стадии состояния гонад: 1-я — начало гаметогенеза (диаметр ооцитов 10–20 мкм); 2-я — ооциты до 40 мкм; 3-я — преднерестовая — нерестовая (ооциты зрелые, 50–60 мкм), 4-я — посленерестовая пауза (остаточные ооциты дегенерируют).

Сезонные изменения в распределении митилиастера по этим стадиям показаны на рис. 31. Половозрелые моллюски зимуют с гонадами, находящимися на 1-й стадии репродуктивного цикла. Рост ооцитов начался в апреле. Моллюски со зрелыми гаметами появились к маю. Массовый нерест происходил в июне—июле. К концу августа большинство моллюсков находилось на стадии посленерестовой паузы, которая к октябрю сменилась 1-й стадией.

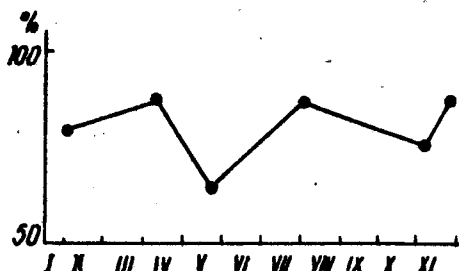
В период нереста в гонадах наряду со зрелыми ооцитами отмечаются и мелкие, что отражает порционность нереста митилиастера.

Ход нереста в бухте Омега был сопоставлен с его протеканием у мыса Феолент. К 23 июля 1982 г. в бухте отнерестилось до 40 % половозрелых митилиастеров, а у мыса Феолент к этой же дате на скалах и цистозире завершило размножение более половины моллюсков.

Таким образом, митилиастер в Черном море размножается в течение приблизительно двухмесячного периода летом при температуре воды обычно выше 20 °С. Исследование состояния гонад фазеолины показало, что у моллюсков, собранных в разные сезоны года, генеративные ткани заполнены половыми продуктами в сходной мере (рис. 32) (Ревков, 1986). При этом моллюски в течение всего года и на разных глубинах имеют близкий характер распределения ооцитов по размерам, модальная величина их постоянно составляет 0,055 мм (рис. 33).

Эти данные позволяют заключить, что фазеолина размножается на протяжении круглого года, причем моллюски не имеют стадии полного вымета половых продуктов. Среди фазеолин длиной 6 мм и более доля зрелых особей в течение всего года не опускается ниже 65 %.

Описанная особенность цикла гонад этого вида мигилид, несомненно, связана с постоянством температуры в зоне обитания фазеолины. Подобное круглогодичное поддержание гонад в активном состоянии,



Р и с. 32. Количество особей фазеолины со зрелыми гонадами в разные сезоны. Утены моллюски длиной более 5,5 мм

В апреле гонады были пустыми, имели вид тонких пленок, что не позволяло определить пол. В конце сентября половина самок в гонадах содержала яйца овальной, реже каплевидной формы, имевшие размеры в среднем 0,084 x 0,070 мм. Другая половина самок находилась в посленерестовой фазе (в пустых гонадах наблюдались лишь остаточные яйца).

обусловленное относительной стабильностью температурного режима, характерно для различных представителей рода *Modiolus*: *M.modiolus* (Seed, Brown, 1975, 1977; Comely, 1978), *M.phillippinarum* (Chad, Rosario, 1980), *M.metcalfei* (Lopes, Gomes, 1982).

Состояние гонад модиолы адриатической обследовано только в двух выборках половозрелых моллюсков. В апреле

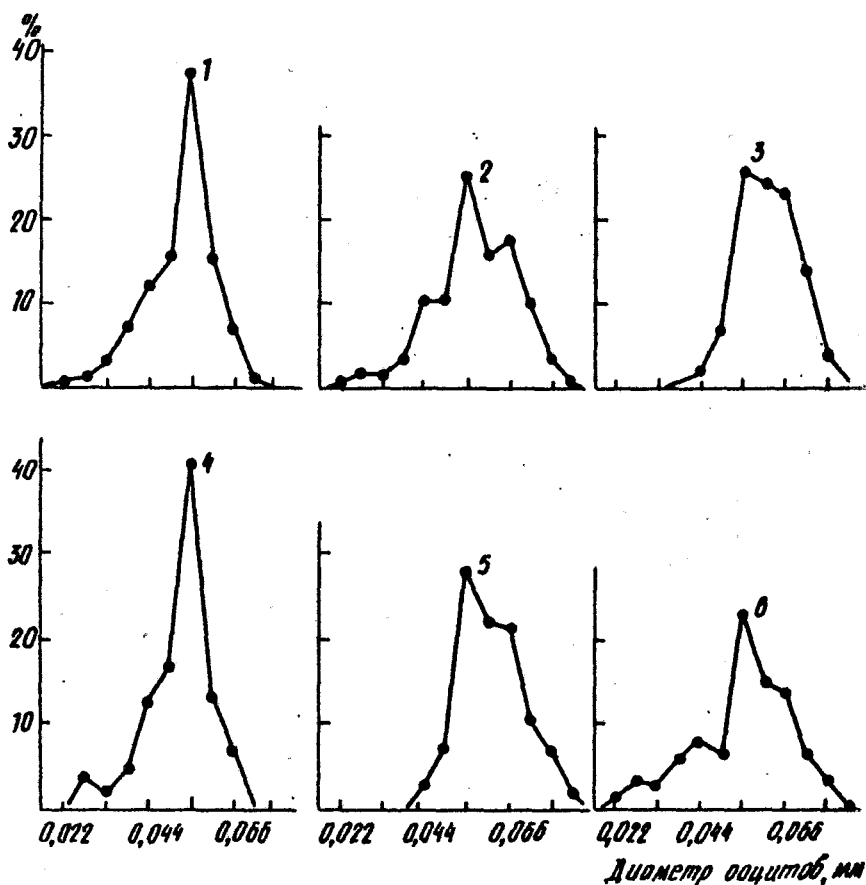
5.4. ВЫМЕТ ГАМЕТ И ПЛОДОВИТОСТЬ

Процесс вымета половых продуктов детально описан для черноморской мидии (Воробьев, 1938). Зрелые гаметы по выходе из гонады выбрасываются наружу выходной струей воды. Это легко наблюдать в эксперименте, поскольку поток воды из сифона самца приобретает молочно-белую окраску. Хорошо видны и выводимые самкой яйцеклетки.

Спермии уже в момент выноса попадают на расстояние до 2–3 м от моллюска. Их диспергированию способствует собственная подвижность, сохраняющаяся в течение 25–26 ч. Развитие половых продуктов у мидии и их вымет происходит порциями. Это наблюдалось в отношении сперматозоидов (Остроумова и др., 1986), а порционный вымет яиц может растягиваться на несколько недель (Киселева, 1972). Каждый вымет продолжается до часа, а перерывы между ними составляют 2–3 дня (Воробьев, 1938).

Оплодотворение, как правило, наружное, но может происходить и в теле самки при заносе спермиев. В воду могут выбрасываться в этом случае личинки мидии (Воробьев, 1938).

Таким образом, исследование годового цикла гонад и непосредственные наблюдения за ходом нереста показали, что он является порционным и растянутым у мидии и митилястера, видов с четко выраженной сезонностью размножения. У фазеолины при круглогодичном режиме размножения вымет гамет каждой половозрелой особью, по-видимому, еще более растянут во времени.



Р и с. 33. Размерно-частотное распределение ооцитов фазеоллины с разных глубин по сезонам:

1 – 1.02.1968 г. (50 м), 2 – 6.04.1970 г. (70 м), 3 – 1.08.1958 г. (85 м), 4 – 2.11.1982 г. (90 м), 5 – 19.11.1969 г. (70 м), 6 – 21.11.1969 г. (100 м)

Готовность митилид к очередному вымету обусловлена полным созреванием соответствующей порции половых продуктов. Но существенное значение имеет и внешнее стимулирование гаметогенеза и нереста. В этой связи чаще всего обращают внимание на очевидную роль температурного фактора. Имеются сведения о зависимости весеннего нереста мидии от вспышки развития фитопланктона (Иванов и др., 1989).

Многokrатно наблюдалось, что в период весеннего созревания гонад у мидии достаточно взять из моря моллюски, поместить в воду, температура которой на несколько градусов выше, чем в море, и вскоре (через десятки минут) часть из них начнет вымет гамет.

Подобный эффект может вызывать и снижение парциального давления кислорода в воде на 5–10 % (Брайко, Дерешкевич, 1978).

В экспериментальных условиях соответствующие экологические методы можно использовать для искусственного стимулирования нереста моллюсков. Но обсуждаемые факты важны и для анализа экологической обусловленности нереста прибрежных митилид в природных условиях. Именно в прибрежных местообитаниях возможна скачкообразная смена температуры и гидрохимических показателей, в том числе содержания кислорода в воде. В приливных морях подобные смены режимов происходят регулярно и, несомненно, должны вызывать соответствующие нерестовые адаптации моллюсков приливной зоны.

В Черном море скачкообразная схема условий наблюдается при сгонно-нагонных явлениях. В связи с изложенным выше можно с уверенностью заключить, что изменения физико-химических условий при сгоне или нагоне могут служить сигналом к массовому нересту скаловой мидии и митилястера. Сгонно-нагонные явления оказывают влияние и на массовое оседание спата митилид.

Быстрая реакция на смену условий должна проявляться у моллюсков, обитающих в зоне заплеска. В бухте Омега на сухих камнях, омываемых нерегулярно, лишь при волнении, живые митилястеры в конце июня были готовы к размножению: гонады всех исследованных особей находились в преднерестовой стадии. По-видимому, достаточно кратковременного периода волнения в последующие дни, чтобы эти моллюски успешно отнерестились.

Многие половозрелые мидии, судя по проценту готовых к размножению особей, участвуют как в весеннем, так и в осеннем нересте. У фазеолины, в связи с постепенным, поочередным развитием ооцитов, остается неясным режим появления в гонаде новых зачатков яиц на протяжении года. Все это затрудняет определение плодовитости митилид.

Приводимые в литературе величины плодовитости основаны на единовременной регистрации ооцитов в гонадах самки и отражают для митилястера и мидии плодовитость за один период нереста. Для митилястера той же величиной характеризуется и плодовитость особи за год, для мидии она может оказаться и вдвое большей, чем за один нерест. Для фазеолины подсчет ооцитов дает, по-видимому, минимальную оценку плодовитости за год. С этими оговорками приведем величины плодовитости черноморских митилид по имеющимся данным.

Для мидии обычно ссылаются на старые сведения по плодовитости за один нерест (Воробьев, 1938) — 6–8 млн яиц. Более детальные исследования с учетом зависимости от размеров моллюска показали, что мелкие мидии имеют гораздо меньшую плодовитость за нерест (Пиркова, 1986): у моллюсков длиной 25,6 мм — $15 \cdot 10^4$ яиц, при длине 34 мм — $37,8 \cdot 10^4$, 49 мм — $82 \cdot 10^4$, 55 мм — $190 \cdot 10^4$.

На мидиях из Керченского пролива выяснили зависимость плодо-

витости за нерест E (млн яиц) от общей массы моллюска W (г), которая оказалась близкой к линейной: $E = 0,423 W^{1,057}$ (Монин, Золотницкий, 1986).

Максимальная плодовитость (за один нерест) черноморского митилястера составляет 0,2–0,6 млн яиц (Валовая, 1981). Для сравнения отметим, что для митилястера из Каспийского моря величина плодовитости значительно меньше – 0,02–0,14 млн яиц (Алиев, 1965).

У фазеолины длиной 10 мм в гонаде насчитывается в среднем 8,8 тыс. яиц диаметром 0,07 мм (Киселева, 1981). Если же учесть все ооциты в гонаде самки длиной 9,4 мм, то плодовитость оценивается в 16 тыс. яиц.

В пересчете на энергетический эквивалент самка мидии расходует на нерест 29–73 % преднерестового содержания энергии. Отсюда следует, что за все время жизни в виде яиц производится количество энергии, вдвое превышающее энергетическое содержание общей сырой массы взрослой мидии (Романова, 1990а).

ГЛАВА 6

ЭКОЛОГИЯ ПЛАНКТОННЫХ ЛИЧИНОК И ОСЕВШЕЙ МОЛОДИ

6.1. ТЕМПЫ РАЗВИТИЯ, ПОВЕДЕНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК В ПЕЛАГИАЛИ

Наиболее разнообразна информация о личинках черноморской мидии. Из оплодотворенного яйца диаметром 60–70 мкм в среднем через 30–48 ч появляется велигер (Захваткина, 1972). Сроки развития, впрочем, зависят от температуры воды. Так, развитие *M. galloprovincialis* из Адриатического моря до стадии велигера при 7,5 °C проходило за 5–6 сут, при 15–20 °C – за 2, а при 22,5 °C резко возрастала смертность (Hrs-Brenko, 1971, 1974). Для черноморской мидии указывают большую смертность эмбрионов при 10 °C и солёности 12 ‰. Оптимальная солёность для развития личинок 15 ‰ (Штыркина, 1986).

В наших опытах при 13,5–16,0 °C сферические зрелые яйца мидии через 1,5 ч после осеменения претерпевали первое деление дробления (вымет гамет стимулировали резкой сменой температуры: мидий содержали 1 сут при 2 °C, затем переносили в воду с температурой 20 °). Через 2,5–3 ч наблюдалась стадия 4–8 бластомеров. Размеры зародыша в это время достигали 75 мкм. Через 15–16 ч зародыш превращался в личинку, плавающую с помощью ресничек, вращаясь вокруг продольной оси.

Типичная трохофора появлялась через 25 ч, ее размеры 80–110 мкм. Продиссоконх регистрировался через 44–48 ч. На 4-е сут велигер имел раковину размерами 70 x 90 мкм. В это время личинки активно двигаются с помощью паруса.

Через две недели велигеры достигали размеров 95 x 120 мкм, спинной край раковины был еще прямым. На 18-е сут появлялись личинки с выгнутым краем, на котором видны линии роста (продиссоконх II). В это время размеры раковины 130 x 150 мкм.

По материалам Г.А.Киселевой (1972), на стадий перехода велигера в великонху в лабораторных условиях происходит массовая гибель личинок (40–60 %). Выживанию способствует пересаживание в свежую аэрированную воду. Эти наблюдения отражают какие-то существенные физиологические изменения у личинок в описываемый период развития. Влияние температуры и солёности на скорость развития и выживаемость личинок мидии исследовала Л.Ф.Штыркина (1986).

По достижении размера 210 мкм у личинки появляются пигментные глазки. Личинка длиной 230 мкм обладает и ногой, и парусом,

становится ползающе-плавающей. Эта стадия хорошо выживает в экспериментальных условиях и достигается у иловой мидии на 28–30-е, у скаловой — на 24–28-е сут.

В некоторых опытах личинки сохраняли парус при длине 240 мкм и продолжали планктонный образ жизни при длине 290–300 мкм. Впрочем, достигаемые размеры зависят от условий выращивания. В опытах при 17,7° С педивелигеры мидии имели размеры 225–237,5 мкм, в среднем 227,5 (Монин и др., 1987). На мелководе Одесского залива в планктоне размеры педивелигеров мидии гораздо больше — 340–390 мкм (Александров, 1987).

Питаются личинки митилид микропланктоном и окраска их в определенной мере зависит от состава потребляемых водорослей.

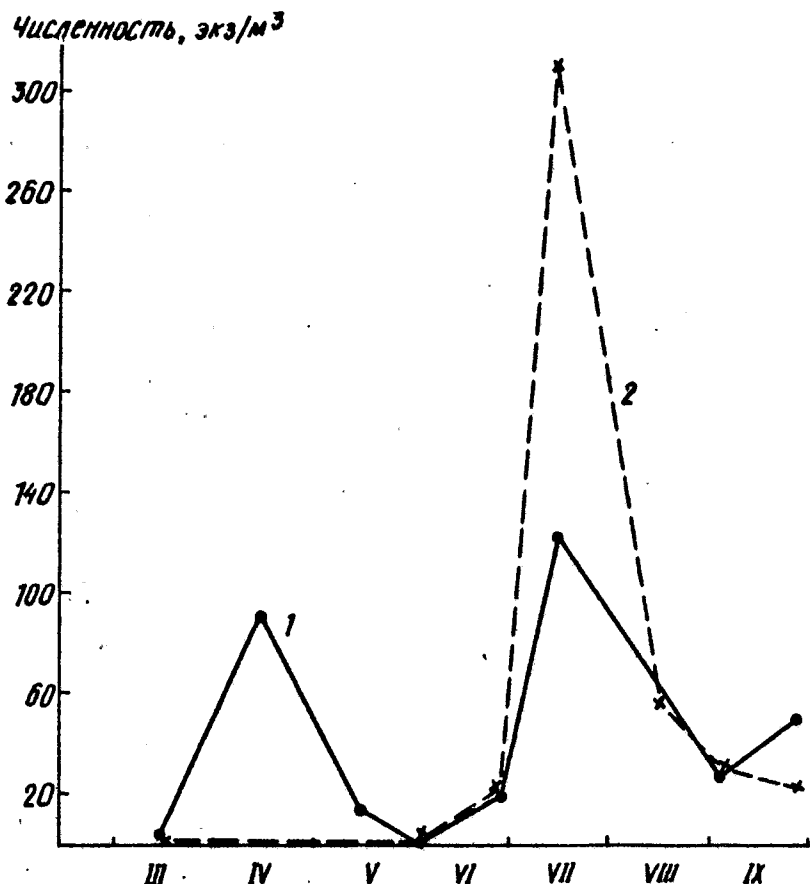
Отсутствие подходящего для оседания субстрата может задерживать оседание. Если же исходить из сроков развития личинок мидии до ползающе-плавающей стадии, то средняя продолжительность их пребывания в планктоне в условиях Черного моря 3–4 недели (Захваткина, 1972). В Балтийском море личинки *M. edulis* находятся в планктоне 5–6 недель (Kautsky, 1982). Сопоставление пика нереста скаловой мидии с пиком появления велигеров в том же районе Черного моря иногда показывает, что интервал между ними достигает 1,5 месяца (Иванов и др., 1989). По таким данным трудно судить, не обусловлен ли пик обилия личинок их приносом из других мест.

Для *M. edulis* установлено, что трохофоры и ранние велигеры фотонегативны. После формирования продиссоконха велигеры фотопозитивны, великонхи к свету безразличны. Одновременно личинки этого вида большую часть планктонной жизни проявляют сильный отрицательный геотаксис. С приближением к оседанию у педивелигеров появляется положительный гео- и отрицательный фототаксис, но прикрепление к субстрату происходит предпочтительно в темноте (Bayne, 1964; Thorson, 1964).

Очевидно, такая последовательность смены таксисов способствует скоплению личинок в приповерхностной воде при благоприятных условиях питания и расселения течениями, а в нужный период — контакту с субстратом. Судя по поведению личинок в лабораторных условиях и распределению в море по глубине, у черноморской мидии в целом сходная последовательность смены таксисов.

На мелководе Одесского залива синхронные серии проб, взятых горизонтальными сетями с глубин 0, 1, 2 и 3 м, показали (Александров, 1987), что личинки мидии длиной 225–255 мкм доминировали в светлое время суток в этой зоне, т.е. проявляли положительный фототаксис. У личинок длиной 270–285 мкм положительная реакция на свет ослабевает. На стадии появления пигментных глазков (300–330 мкм) личинки фотонейтральны, педивелигеры (340–390 мкм) фотонегативны.

Обнаружено также, что в темное время суток фотопозитивные личинки мидии (225–285 мкм) перемещаются вниз, тогда как



Р и с. 34. Сезонная динамика численности личинок *Bivalvia* в бухте Песочной: 1 — у дна (глубина 13 м), 2 — на горизонте 1 м

педивелигеры поднимаются из придонных слоев к поверхности.

Личинки митилястера разных размеров (180–210 и 225–255 мкм) распределялись равномерно в водной толще и суточных миграций не проявляли.

Вертикальное распределение личинок мидии испытывает большое влияние гидрологических условий. В период зимней гомотермии и повышенного вертикального водообмена личинки черноморской мидии относительно равномерно распределены во всей толще до сероводородного слоя, тогда как при летней стратификации они преобладают на глубинах выше термоклина (Киселева, 1965).

Имеются сведения о массовом скоплении личинок двустворчатых моллюсков в гипонейстоне. По усредненным данным концентрация их в слое 0–5 см вдвое выше, чем в слое 5–25 см, и в 9 раз выше, чем в

слое 45—65 см (Зайцев, 1970). Митилиды при этом отдельно не учитывались. По данным А.Консулова (1980), иногда личинки двустворчатых моллюсков более многочисленны в придонных слоях, но и в этом случае митилиды не выделены.

Более детально вертикальное распределение личинок двустворчатых моллюсков исследовано в бухте Песочной в районе Севастополя Ю.В.Просвириным, предоставившим нам полученные материалы. Пробы планктона отбирались одновременно у поверхности песчаного дна (20—30 см от дна при глубине места 13 м) и на глубине 1 м от поверхности ручным планктонным тралом с вертикальным раскрытием 20 см. Рассчитывалась концентрация личинок на 1 м^3 . Результаты представлены графически на рис. 34.

Видно, что в приповерхностном планктоне личинки преобладали только в июле, в период массового размножения многих двустворчатых моллюсков. При весеннем нересте мидии личинки у поверхности описанным методом практически не регистрировались, тогда как в придонной воде в апреле наблюдался пик обилия личинок. Несомненно, это были личинки мидии, которые концентрировались у дна.

Установлено, что смена водных масс под влиянием сгонных ветров может приводить к резкому снижению численности велигеров и к возрастанию обилия великохвостых черноморской мидии на мелководье (Александров, 1988). Для объяснения этого явления привлечены гидростатические свойства личинок: более легкие велигеры (200—250 мкм) уносятся течением, относительно тяжелые великохвосты (300—350 мкм) скапливаются в исследуемом участке. Таким образом, наблюдается явление, аналогичное пространственной сортировке разноразмерных частиц грунта вдоль градиента гидродинамической активности.

В тех случаях, когда повышенная концентрация личинок наблюдается в придонной воде, либо ниже термоклина, сгонные ветры могут вынести их к берегу на малые глубины. В такие периоды может происходить массовое оседание личинок на субстраты. Корреляция между периодами сгонных ветров и пиками оседания молодежи мидии на стеклах обростаний отмечена в Геленджикской бухте (Никитин, Турпаева, 1958). Аналогичное явление массового оседания мидии на коллекторах при сгонном ветре, на фоне крайне низкой численности личинок в зоне их установки, наблюдалось в районе Батилиман — Ласпи (сообщение И.И.Казанковой).

Описанные выше особенности распределения личинок мидии и митилистера на разных стадиях развития и их перераспределение при явлениях сгона наблюдаются в мелководной зоне моря, т.е. в пределах верхнего квазиоднородного слоя.

Исследование вертикального распределения меропланктона над большими глубинами в Черном море приводит к заключению, что личинки мидий и митилистера преобладают выше скачка плотности в период стратификации вод. Здесь же регистрируются и единичные личинки

модиолы адриатической (Захваткина, 1959). Однако личинки фазеолины выше термоклина до сих пор не были замечены. Вероятно, все стадии развития этого вида адаптированы к обитанию при постоянно низкой температуре, регистрируемой ниже холодного промежуточного слоя.

Съемки распределения личинок моллюсков по районам Черного моря выполнялись неоднократно. В целом картина горизонтального распределения пестрая, что объясняется влиянием многих факторов. Как правило, личинки митилид более многочисленны в прибрежных районах. Так, в феврале личинки мидии встречены на всех станциях, где температура воды превышала у поверхности 7°C , в количестве 2–340 экз/м³ (Киселева, 1965). В мае их численность возросла до 3000 экз/м³. В ноябре у мыса Калиакра зарегистрировано до 9000 экз/м³ личинок мидии. В сентябре–октябре 1984 г. в восточном районе моря (Мурина, Казанкова, 1987) на прибрежных станциях численность великонх мидии "с глазками" в слое 0–10 м составляла 1–5 экз/м³. На удаленных от берега станциях они отсутствовали.

Высокая концентрация личинок мидии отмечается в бухтах (Захваткина, 1963). В то же время в Егорлыцком и Каркинитском заливах в 1962 г. даже максимальная численность личинок (в июле) составляла лишь 184–233 экз/м³ (Иванов, 1968а). Таким образом, численность личинок в планктоне далеко не всегда коррелирует с близостью и мощностью поселений взрослых моллюсков, с интенсивностью оседания моллюды. Последнее уже обсуждалось в связи с воздействием явлений сгона.

Рассмотрим наиболее высокие зарегистрированные величины концентрации личинок митилид. Для румынского мелководья указывалось до 416 000 экз/м³ (Gomoiu, 1976), для болгарского — до 7200 экз/м³ в слое 0–10 м (Консулов, 1980). Последняя величина приходится на 20 апреля, поэтому можно с уверенностью заключить, что речь идет о личинках мидии, так как другие двустворчатые моллюски в это время не размножаются, а личинки фазеолины отсутствуют у поверхности моря.

6.2. СЕЗОННЫЙ ХОД ЛИЧИНОК В ПЛАНКТОНЕ

Несмотря на очевидную сложность определения личинок митилид, в немалом числе работ при обсуждении их численности в планктоне авторы уверенно относят их к мидии. Это должно восприниматься критически, причем особенно осторожно следует анализировать материалы летнего сезона, когда в меропланктоне появляются личинки большинства двустворок. Несомненно, что в прибрежной зоне моря в период размножения митилястера его личинок очень много и из-за них исследователи ошибаются при определении численности личинок мидии. По-

видимому, лишь в двух работах прежних лет (Захваткина, 1963; Киселева, 1965) наиболее опытными в диагностике молоди черноморских митилид исследователями сделана попытка дифференцировать личинки мидии и митилястера. Согласно полученным результатам в августе на митилястера приходилось до 90 % общего числа личинок двустворок в планктоне. Весной и поздней осенью среди двустворок меропланктона, по-видимому, преобладают личинки мидии, что дает возможность с большей вероятностью судить об особенностях динамики размножения мидии по численности личинок в планктоне.

В частности, сопоставление изменения численности личинок мидии в Севастопольской бухте (Захваткина, 1963) с динамикой вымета гамет двумя ее формами (см. рис. 29) показывает, что в обсуждаемой работе автору удалось верно идентифицировать личинки мидии, либо они резко преобладали в планктоне среди других митилид. Данные по вымету гамет получены за пределами бухты и в другие годы (Киселева, 1972), поэтому полного соответствия ожидать не следует. Можно полагать, что вклад иловой мидии в численность личинок в бухте мал, но растянутость весеннего пика личинок может в какой-то мере объясняться наложением смещенных относительно друг друга максимумов размножения двух форм мидии.

Влияние расхождения во времени нереста скаловой и иловой мидий на ход общей численности личинок прослеживается и по другим материалам.

По многолетним наблюдениям в Севастопольской бухте личинки мидии появляются в планктоне при температуре не ниже $9,8^{\circ}\text{C}$. Пики обилия в летний период не наблюдаются при температуре выше $21-22^{\circ}\text{C}$.

Для прибрежных вод Болгарии указывается (Консулов, 1980), что личинки мидии дают весеннюю вспышку в планктоне при температуре воды $10-12^{\circ}\text{C}$ обычно в апреле — начале мая. Данными о численности велигеров двустворчатых моллюсков А.Консулов (1980) показал, что холодная весна сдвигает размножение. Так, в 1973 г. вода в апреле имела температуру $9,7^{\circ}\text{C}$ у поверхности и $7,8^{\circ}\text{C}$ — на глубине 10 м. При этом в планктоне встречались единичные личинки, а вспышка размножения наблюдалась во второй половине мая, когда температура повысилась соответственно до $15,5$ и $11,8^{\circ}\text{C}$.

В 1972 г. пробы брались ежемесячно на разрезе у болгарского берега посылно в трех точках — 3, 10 и 20 миль от берега (Консулов, 1980). До середины апреля температура воды у поверхности была $8-9^{\circ}\text{C}$, во второй половине поднялась до $10-11^{\circ}\text{C}$ в слое 0–10 м. В результате 20 апреля число личинок на 3-мильной точке достигло 7208 экз/м^3 . Считая температуру $10-11^{\circ}\text{C}$ благоприятной для размножения мидии, А.Консулов (1980) отмечает, что в мае эти условия распространились на глубину 15–20 м и одновременно возросла численность личинок в слое 10–25 м. Описанные явления весьма напоми-

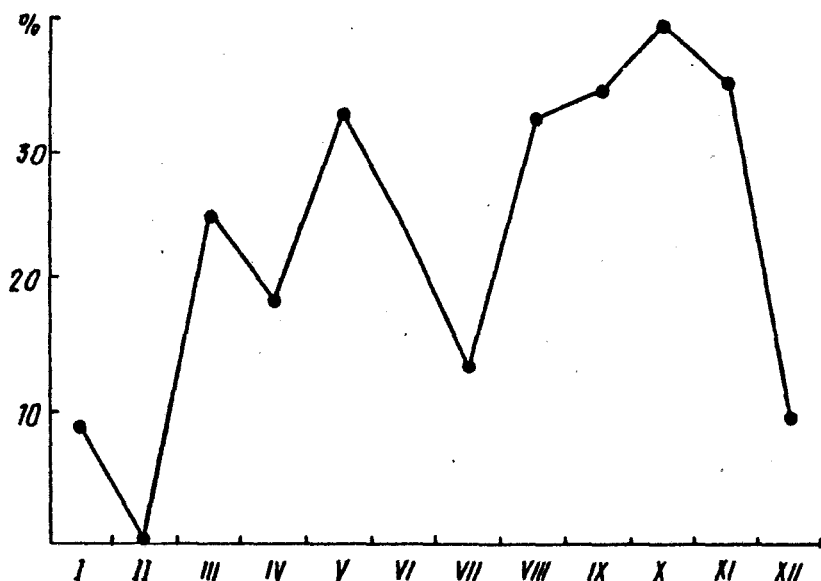
нают смену вспышек размножения скаловой и иловой мидии в Черном море у берегов Севастополя. Однако уже в июне на всех точках разреза у берегов Болгарии численность личинок была низка. Перерыв наблюдался до августа, когда количество личинок возросло до 3–8 тыс. экз/м³ на расстоянии 10–20 миль от берега (при температуре воды 10–15 °С на глубине 20 м), но оставалось низким в 3-мильной точке (при температуре 24 °С в слое 0–10 м). Это, по-видимому, характеризует второе размножение иловой мидии, но остается неясным, какая доля личинок приходилась на других пластинчатожаберных моллюсков.

В октябре–ноябре численность личинок в 3-мильной точке увеличилась до 6–13,5 тыс. экз/м³, оставаясь высокой и на расстоянии 10–20 миль от берега (до 11,5 тыс. экз/м³). Таким образом, характер размножения обеих форм мидии у берегов Болгарии и Севастополя имеет сходные сезонные черты.

Анализируя ход температуры на разных глубинах и динамику численности личинок двустворок по разрезу, А.Консулов (1980) пришел к выводу, что иловая мидия, обитающая на глубине до 20 м, имеет пик весеннего размножения в мае, тогда как эта же форма из глубже расположенных популяций размножается только осенью. Эти данные показывают, что при анализе сезонного хода личинок в планктоне следует ясно представлять, какие популяции мидий и в каких температурных условиях обитают в исследуемом районе.

В этом смысле обращают на себя внимание существенные отличия от описанного для районов Севастополя и Болгарии, сезонного хода численности личинок двустворок у берегов Румынии в районе Мамая (Gomoiu, 1976). Здесь по данным за шесть лет первый максимум обилия часто наблюдается в июне и даже в июле, второй – в сентябре–ноябре. Нет сведений о том, какова при этом динамика личинок мидии. В целом этот ряд наблюдений показывает большую межгодовую вариабельность сезонного хода и обилия личинок пластинчатожаберных моллюсков. Отметим, что в сентябре–ноябре у берегов Румынии (Мамая) общая численность личинок в 1961–1965 гг. была не выше 3–5 тыс. экз/м³ и лишь в сентябре 1960 г. достигала 41 тыс. экз/м³. У болгарского берега в 1972 г. в разных точках разреза наблюдалось до 12–13,5 тыс. экз/м³ личинок в октябре и до 11–11,6 тыс. экз/м³ в ноябре (Консулов, 1980). По данным К.А.Захваткиной (1963), численность личинок двустворок в Севастопольской бухте в октябре–ноябре составляла 20 тыс. экз/м³.

Наиболее представительные материалы по сезонной и многолетней динамике численности личинок двустворчатых моллюсков получены отделом планктона Института биологии южных морей АН УССР на разрезе в районе Севастополя в 1960–1970 гг. (Грезе и др., 1971). Пробы брали круглогодично со средним интервалом 10–15 сут в фиксированных точках (2,5; 5; 7,5 и 10 миль от берега). Планктонособирателем с фильтром из газа № 64 производили косые ловы в слое 0–40 м.



Р и с. 35. Сезонные изменения в соотношении обилия личинок *Bivalvia* на разном удалении от берега: по оси ординат — процент наблюдений (за 10 лет), при которых число личинок на расстоянии 7,5–10 миль было выше, чем в 2,5–5 милях от берега

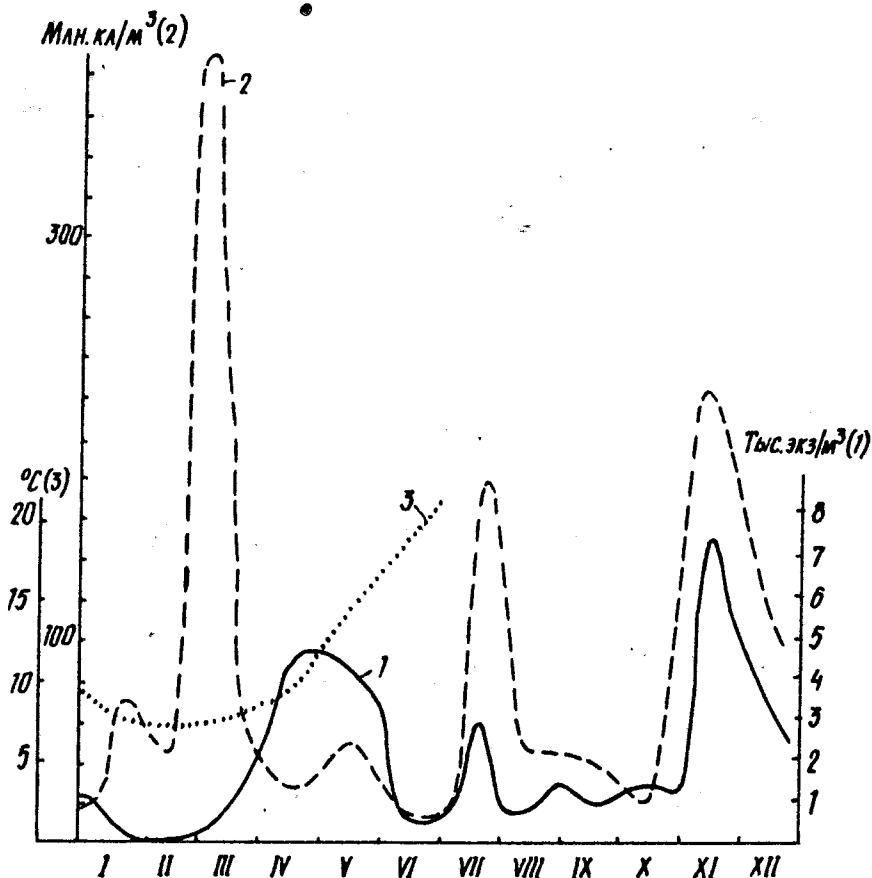
Согласно полученным за 10 лет данным численность личинок пластинчатожаберных моллюсков большую часть года не превышает 1–1,5 тыс. экз/м³, лишь в краткие периоды всплеск поднимается почти ежегодно до 4–6 тыс. экз/м³, редко — до 7–8 тыс. экз/м³. В июле 1964 г. в 5-мильной точке зарегистрирована численность 25 тыс. экз/м³.

С удалением от берега концентрация личинок обычно уменьшалась, но далеко не всегда. Большее количество их на удаленных от берега точках разреза чаще наблюдалось в марте–июне и особенно в августе–ноябре (рис. 35), т.е. в периоды, в целом совпадающие с массовым размножением мидии.

Кривые годичного изменения численности личинок двустворчатых моллюсков имели, как правило, 4–5 пиков, часть которых приходилась на период июнь–август. В это время размножаются многие виды моллюсков и указанные пики численности личинок невозможно использовать для суждения о мидии.

Поэтому на примере 2,5-мильной точки можно обсудить сроки появления, в связи с поверхностной температурой воды, весенних и осенних пиков, которые с большей вероятностью можно считать определяемыми размножением именно мидии.

Общая численность личинок может быть больше как при весенней,



Р и с. 36. Сезонная динамика личинок *Bivalvia* и фитопланктона в 1969 г. в районе Севастополя:

1 — численность личинок в слое 0–40 м, 2 — численность фитопланктона в слое 0–10 м, 3 — температура воды у поверхности

так и при осенней вспышках размножения, несколько чаще преобладающими оказывались осенние пики.

При месячных значениях температуры воды, близких к среднегодовым величинам, первый весенний пик обилия личинок приходился на период от начала апреля до середины мая, основной осенний пик — приблизительно на конец сентября. Если температура в марте–апреле превышает среднегодовую на 1 °C и более, первый пик наблюдается не позже конца апреля, иногда даже в середине марта. Аналогичное понижение температуры смещает весенний пик на конец апреля — май. При теплой весне после мартовского пика следующий может

быть в мае (через два месяца), и можно предполагать, что этот пик тоже связан с размножением мидии.

Интересно, что повышенные летние температуры также смещают осенний пик на более ранний период — на середину сентября и даже на конец августа. По этой причине можно думать, что этот пик более связан с размножением иловой мидии. При пониженных летних температурах основной осенний пик наблюдается в период октябрь — начало ноября. При теплом лете после пика в августе — середине сентября наблюдается через 1,5–2 месяца еще один пик — в ноябре, даже в начале декабря. Возможно, этот пик обязан позднему размножению скаловой мидии. Можно также отметить, что весь 1966 г. характеризовался очень высокими температурами и число личинок как весной, так и осенью, повышалось только до 1,0–1,5 тыс. экз/м³.

Имеются сведения о том, что размножение бентосных животных и сроки вымета личинок могут быть четко связанными с весенней вспышкой развития фитопланктона. Так, на морских ежах и хитонах показано, что у 6 из 10 исследованных видов время размножения тесно коррелирует с пиком цветения водорослей (Himmelman, 1981). Автор работы, посвященной этому вопросу, считает, что данное явление способствует созданию благоприятных условий развития личинок. Суть этой зависимости кроется в том, что обильное питание половозрелых животных фитопланктоном стимулирует вымет половых продуктов. При этом, если температура воды в данный период допускает размножение, то оно сильнее коррелирует с обилием фитопланктона, чем с величинами температур.

Для *M. edulis* из Балтийского моря показано (Kautsky, 1982), что вспышка развития фитопланктона, наблюдаемая в начале марта, при температуре воды 1–3 °C, вызывает быстрое созревание гонад и увеличение мясистости мидий. Но вымет половых продуктов происходит гораздо позже — во второй половине мая, когда температура быстро возрастает от 8 до 10 °C и выше.

На рис. 36 видно, что весенняя вспышка развития фитопланктона наблюдалась в конце февраля — начале марта, когда температура воды была ниже 8 °C. Пик обилия личинок двустворчатых моллюсков в планктоне пришелся на гораздо более поздние сроки — вторую половину апреля. По-видимому, в данном случае тормозящее влияние на размножение моллюсков в предшествующий период оказала именно температура. В то же время летний и осенний пики размножения моллюсков, из которых последний можно с большой вероятностью отнести за счет мидии, определенно коррелировали с пиками обилия фитопланктона. Отметим, что на материалах по биомассе фитопланктона эта зависимость прослеживается гораздо хуже. Это можно объяснить тем, что мидии реагируют и на вспышки развития мелких водорослей, не дающих большого увеличения суммарной биомассы.

6.3. ОСЕДАНИЕ ЛИЧИНОК И ВЫБОР СУБСТРАТА

Готовые к оседанию личинки митилид, находящиеся на ползающе-плавающей стадии, не обязательно прикрепляются при первом же контакте с твердой поверхностью. Сохранение подвижности обеспечивает возможность неоднократного контакта с субстратом, т.е. некоторого выбора его.

Образование биссусных нитей также не является признаком окончательного прикрепления личинки. Дело в том, что способность ползать с помощью ноги — не единственный способ перемещения по субстрату. По нашим наблюдениям, личинки мидии в лабораторных условиях часто двигаются по нему с помощью биссусных нитей. Закрепив нить в направлении движения, личинка подтягивает тело сокращением ретракторов биссуса, затем обрывает нить и образует новую на расстоянии длины ноги. Этот способ перемещения напоминает подъем скалолаза с помощью веревки и крючьев и преследует ту же цель — совместить движение с надежной фиксацией на субстрате. Для личинки это важно в условиях гидродинамической активности.

Таким образом, оседание личинок митилид не является однократным актом прикрепления к субстрату после первого контакта с ним. Сведения о дальнейшем поведении молоди митилид заставляют процесс поиска, апробации субстрата и, наконец, прикрепления к нему называть первичным оседанием.

Оказалось, что после довольно длительного пребывания на субстрате потери паруса и типично бентосного прикрепленного существования молодь *M. edulis* может снова вернуться в пелагиаль, используя для всплытия газовый пузырек, затем дрейфует с помощью биссусной нити либо "прикрепив" ее к поверхностной пленке воды (Wayne, 1964; Sugurdsson et al., 1976). Механизм возврата молоди в планктон и поддержание нейтральной плавучести, а также распространенность этого явления очень трудно изучать в природе и в лаборатории. Поэтому приходится использовать косвенные данные. Так, на Белом море в августе 1982 и 1983 гг. наблюдали повторную вспышку численности личинок *M. edulis* в планктоне, совпадающую со снижением их плотности на субстратах. При этом августовские личинки длиной 350–600 мкм с темной каймой на раковине явно отличались от личинок (200–300 мкм), характерных для первой (июльской) вспышки. Эти данные подтверждают ранее указанные (Бергер и др., 1985) для Белого моря массового всплытия осевших личинок мидии (Максимович, Ведерников, 1986).

После такого всплытия, обеспечивающего возможность миграции (которую при наблюдениях соответствующего механизма называют биссусным дрейфом), личинки оседают повторно и на этот раз, вероятно, окончательно. В целом явление первичного прикрепления с возвратом в пелагиаль и последующим повторным прикреплением получило

название фазного оседания. Для черноморских митилид сведения о фазном оседании до последнего времени отсутствовали. Этот вопрос рассматривается далее.

Первичное оседание обсудим преимущественно по материалам опытов Г.А.Киселевой (1966а—б; 1967), проведенных с мидией и митилиастером.

В опытах использовали как отдельные типы субстратов, так и их комбинации, что позволяло оценить возможность выбора субстрата личинками. О метаморфозе судили по двум признакам: потере паруса и прикреплению с помощью биссуса.

Первое различие между личинками мидии и митилиастера отмечается в способности задерживать метаморфоз при отсутствии подходящего субстрата. У митилиастера личинки могут задерживать метаморфоз на срок до двух недель. Это установлено в опытах, где одновозрастным личинкам в параллельных чашках предлагали разные субстраты.

Личинки мидии по достижении физиологической готовности к оседанию проходят метаморфоз на любом субстрате, в том числе на иле. Используется даже поверхностная пленка воды. Задержка метаморфоза наблюдалась в опытах, где бактериально-водорослевая пленка на поверхности субстратов убивалась ультрафиолетовым облучением. На живую пленку личинки мидии осели через 30—40 ч экспозиции, на субстраты с убитой пленкой — на 6—7-е сут. При возможности выбора личинки мидии предпочитают шероховатые поверхности и нитевидные субстраты. В опытах они оседали в большем количестве на камни и талломы цистозир, чем на песок, ил.

Личинки митилиастера более требовательны. Они не метаморфизируют на иле и песке, а также на камнях, не покрытых бактериально-водорослевой пленкой. Этот вид митилид оседает преимущественно на макрофиты, среди которых предпочитает цистозир.

Чтобы установить, в какой мере личинки митилид реагируют на цистозир как на субстрат с определенными механическими особенностями поверхности и как на живое растение, с присущим ему составом выделяемых органических метаболитов, сравнили оседание на живые талломы и обработанные этиловым спиртом с удалением легкорастворимых и ароматических органических веществ.

Личинки мидии одинаково оседали на живые и обработанные талломы цистозир, тогда как личинки митилиастера на обработанные почти не оседали. Таким образом, мидия индифферентна к метаболитам цистозир, а для митилиастера привлекательны именно органические выделения этой водоросли, без которых таллом отвергается, как возможный субстрат для оседания.

В связи с этим проведена проверка реакции личинок митилиастера на добавление в воду вытяжки из цистозир. Показано, что даже незначительная концентрация вытяжек вызывает позитивную реакцию личинок, движущихся в сторону большей концентрации добавленного

вещества. Разные варианты опытов привели к заключению, что личинки митилистера улавливают выделяемые субстратом вещества как с помощью хемотрецепции, так и хемотактильной реакции.

Сравнение оседания личинок в присутствии более крупных особей своего вида и без них показало, что мидия и митилистер в заметно большем количестве оседают вблизи старших особей (Киселева, 1966а). Наблюдения за оседанием спата мидии на коллекторы (Иванов и др., 1989), наоборот, привели к заключению, что проходит оно слабо из-за занятости коллекторов старшими мидиями. Одновременно установлено повышенное оседание спата на тех глубинах, где коллекторы предварительно обросли нитчатыми водорослями.

Нитевидные субстраты действительно хорошо используются мидией при оседании. Много спата можно встретить на водорослях с тонкими талломами, на гидроидах. В связи с этим обращалось внимание и на роль биссусных нитей взрослых мидий как субстрата для оседания молоди. Избирательное оседание на биссус наблюдается, например, у *Streptosolenaster grayanus* (Свешников, Кутищев, 1977).

При сопоставлении интенсивности оседания спата на различные нитевидные субстраты необходим правильный выбор количественных показателей. В наших исследованиях численности молоди митилид на водорослях расчеты производились как на 1 кг сырой массы макрофита, так и на 1 м² поверхности.

Макрофит	Экз/кг	Экз/м ²
<i>Cystoseira</i> sp.	33300	2400
<i>Polysiphonia</i> sp.	34200	2000
<i>Cladophora</i> sp.	36600	1000

Можно видеть, что в расчете на 1 кг макрофита численность молоди близка на разных видах водорослей, а на единицу площади поверхности больше всего молоди оседало на цистозиру. При этом следует учесть, что на тонких и легко обрывающихся талломах эпифитирующих водорослей обнаружена лишь ранняя молодь размером до 3 мм, тогда как в нижней части таллома цистозеры митилиды имели длину до 13 мм. Таким образом, приведенные данные лишь косвенно отражают различия в интенсивности оседания молоди, поскольку являются отчасти и результатом дифференциального выживания.

Это должно учитываться и при обсуждении других наблюдений за распределением молоди на субстратах в море, где исследовались не только недавно осевшие моллюски.

В опытах с экспонированием в море контейнеров с рыхлым грунтом разного гранулометрического состава велся учет количества осевшего спата мидии и митилистера. В илистом песке (диаметр частиц менее 0,1 мм) плотность митилистера составила 513, мидии — 64 экз/м²; на ракушечнике (частицы крупнее 10 мм) — соответственно 688 и 208 экз/м².

Таким образом, плотность митилистера была почти одинаковой

на обоих типах субстрата, тогда как мидии явно предпочитали ракушечник.

Проведен также анализ распределения молоди митилид в друзах мидии (Валовая, 1979а). Осевшая молодь мидии и митилястера обнаружена как на раковинах мидии, так и на биссусных нитях. В расчете на единицу площади поверхности численность молоди мидии оказалась сходной — 3800 ± 2300 экз/м² на биссусе и 3500 ± 900 экз/м² на раковинах. При этом учитывали молодь размером 0,3–20 мм. Средний размер молоди мидии на раковинах составлял $0,53 \pm 0,13$ мм, на биссусе — $0,75 \pm 0,13$. Эти данные показывают, что молодь мидии в близких количествах оседает на биссусные нити и раковины старших моллюсков, но, судя по средним размерам, несколько быстрее растет или лучше выживает на биссусе.

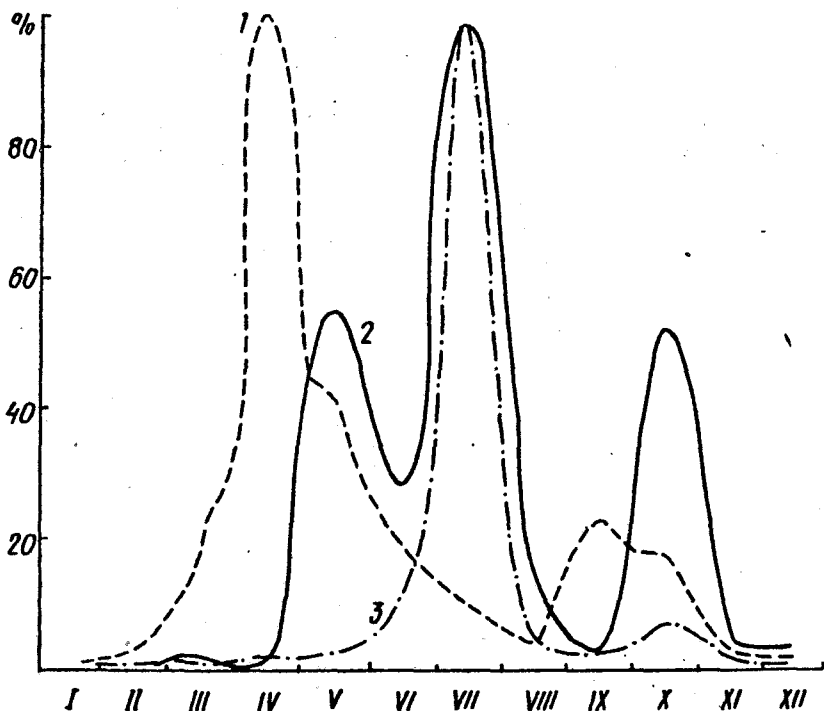
Молодь митилястера в тех же друзах распределена иначе — 9600 ± 6300 экз/м² на биссусе и 400 ± 100 экз/м² на раковинах. Таким образом, митилястер в отличие от мидии гораздо лучше оседает на биссусные нити, либо лучше выживает на этом субстрате. Повышенная выживаемость может объясняться тем, что биссус находится внутри друз, где молодь митилястера лучше защищена от действия волн, от выедания хищниками. Но следует напомнить, что молодь мидии равномерно заселяет биссус и раковины взрослых особей. Выедание хищниками вряд ли оказывает избирательное воздействие только на распределение митилястера. Следовательно, описанная картина распределения молоди в большей мере объясняется характером оседания двух видов митилид.

Исследование распределения молоди фазеолины, осевшей на створках взрослых моллюсков того же вида, показало, что более 60 % встречается в области сифональных отверстий. На биссусные нити фазеолины молодь оседает редко. Большая часть осевших на створки личинок располагается на покрывающих раковину нитевидных конхиолиновых волосках.

6.4. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ОСЕДАНИЯ ЛИЧИНОК

Массовое оседание личинок каждого вида моллюсков должно зависеть как от пиков вымета гамет, так и от максимума обилия в планктоне. Однако сравнительный анализ соответствующих данных затруднен сложностью видовой диагностики ранних стадий онтогенеза, недостатком сведений о длительности пребывания личинок в планктоне при разных условиях среды, изменчивым соотношением личинок скаловой и иловой мидии, пространственным переносом личинок из мест нереста.

По оседанию личинок митилид в Черном море опубликовано много данных, полученных в связи с проблемами обрастаний, марикульту-



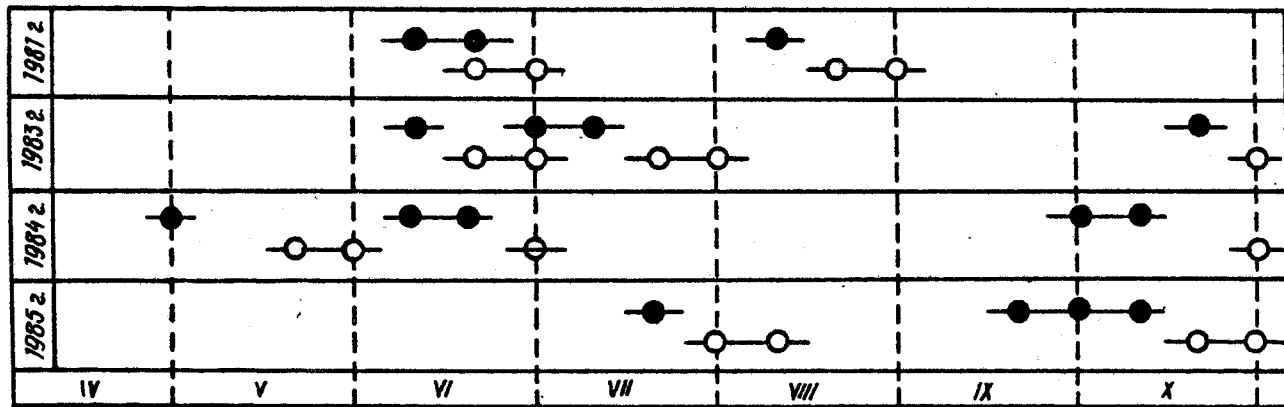
Р и с. 37. Усредненные (для 4 лет) кривые оседания молоди мидий в двух точках Севастопольской бухты:

1 — кутовая часть, 2 — у выхода из бухты, 3 — динамика личинок в планктоне

ры мидий, при изучении выбора субстрата моллюсками. Для разных районов и лет указываются различные сроки их массового оседания, поэтому приводить отрывочные сведения вне связи с другими биологическими показателями или факторами среды не имеет смысла.

При длительных исследованиях оседания мидий на стеклянные и металлические пластины в районе Севастополя (Долгопольская, 1954, 1957) обнаружено два пика. Основной — первый пик оседания, в разные годы приходился на май—июль, второй, слабый (не всегда четко выраженный) наблюдался в сентябре—октябре.

В ходе трехлетней регистрации оседания мидий на предметные стекла в Геленджикской бухте (Никитин, Турпаева, 1958) отмечен один резкий пик в июле—августе, совпадающий с максимальным прогревом воды (среднемесячная температура воды составляла в июне 20–21,5°С, в июле 24,5–25,5°С). В Севастопольской бухте по усредненным за 4 года исследований данным (Брайко, 1985) отчетливо выявляется второй, осенний пик оседания личинок. При этом обнаружены различия в динамике оседания для двух участков. При месячной экспозиции



Р и с. 38. Периоды массового обилия личинок митилид в планктоне и их оседания на пластины (Севастопольская бухта). Черные точки – в планктоне, светлые – на пластинах. Другие объяснения – в тексте

пластин в кутовой части бухты первый пик приходился на апрель, минимум оседания — на август, второй пик (слабее первого) — на сентябрь—октябрь (рис. 37). Вблизи выхода из бухты на пластинах с экспозицией по 10 сут основное оседание наблюдалось в июле, второе (в 2 раза меньшее) — в октябре. Личинки в планктоне изучались в этой же точке и дали максимум численности также в июле и октябре. Различие в сроках оседания личинок в двух местообитаниях, вероятно, связано с более ранним прогревом воды в кутовой части бухты, где дольше длится и летний перерыв в оседании.

Предоставленные Г.А.Доброотиной данные ежедекадных учетов численности личинок митилид в планктоне и их оседания на пластинах близ выхода из бухты за 4 года исследований позволяют подойти к оценке среднего времени пребывания личинок в планктоне. Было графически сопоставлено начало вспышки обилия личинок с началом их массового оседания (рис. 38). За соответствующие даты принимали середину срока между днями отбора проб, в конце которого фактически зарегистрирована вспышка. Точки на рисунке отражают даты отбора проб, линии — экстраполяцию срока вспышки указанным способом.

Такой способ анализа позволяет заключить, что среднее время пребывания личинок в планктоне в период июнь—октябрь составляет 10–20, в мае — 20–30 сут. Специалисты по обрастаниям считают, что митилястер практически не оседает на стеклянные пластины, экспонируемые в море. Поэтому приведенные сведения можно отнести к личинкам мидии.

На материалах по Судакскому заливу сравнивается оседание мидии и митилястера (Переладов, 1986). Здесь у мидий первый небольшой пик оседания зарегистрирован в апреле—мае при 8–18 °С с усилением оседания при пониженной температуре. Второй пик (в 5 раз интенсивнее) был в августе—сентябре при 20–25 °С. Он сопровождался массовой гибелью спата, особенно при высокой температуре. Сходный по величине пик наблюдался в ноябре—январе при 7–10 °С. Массовое оседание митилястера отмечено на 2–3 недели раньше второго пика оседания мидии.

Сходные выводы сделаны при исследовании оседания этих видов в бухте Ласпи (Казанкова, 1986), где пики оседания мидии пришлось на июль и сентябрь, минимум — на август, причем массовое появление митилястера на коллекторах наблюдалось в августе—сентябре. Эти данные согласуются со сведениями о максимуме численности личинок митилястера в планктоне в августе—сентябре (Захваткина, 1959; Киселева, 1965).

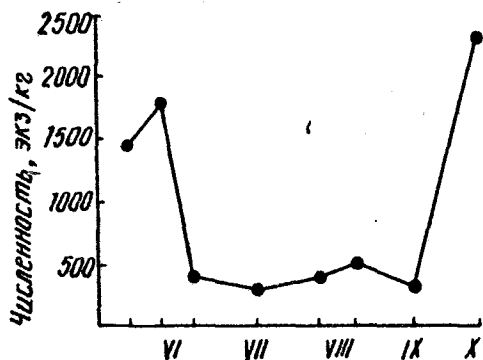
6.5. ФАЗНОЕ ОСЕДАНИЕ В УСЛОВИЯХ ЧЕРНОГО МОРЯ

В настоящее время отсутствуют сведения о всплывании осевших личинок черноморской мидии с последующим их повторным оседанием. Высказывалось предположение, что малое количество ранней молоди в поселениях иловой мидии можно объяснить оседанием спата в прибрежных местообитаниях с последующей миграцией его на рыхлые грунты. Однако доказательств этой гипотезы до сих пор не получено. Наоборот, дальнейшие исследования показали, что в поселениях иловой мидии численность молоди бывает и большой, так что гипотеза об иммиграции не является обоснованной. Тем не менее убедительные факты фазного оседания *M. edulis* в Белом море (Максимович, Ведерников, 1986) не позволяют полностью исключить возможность аналогичного явления у черноморской мидии.

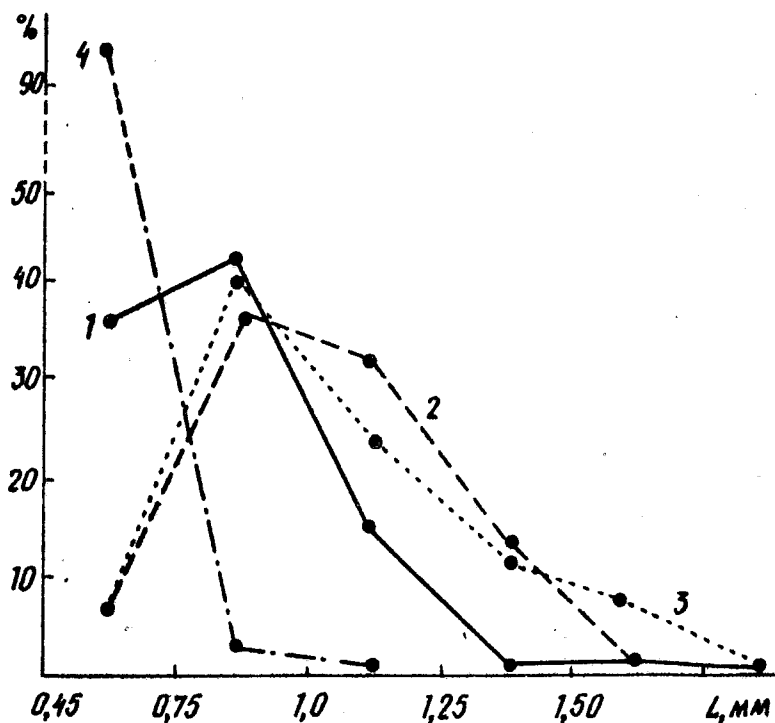
Интересно, что данные о возможном фазном оседании стали накапливаться для другого вида черноморских митилид — митилястера.

При исследовании молоди митилястера, осевшей на нитевидные искусственные субстраты, экспонированные в Севастопольской бухте с 6 мая по 1 августа (Валовая, 1979б), неожиданно оказалось, что 68 % ее приходится на митилястер. Преобладали моллюски длиной 1,0–1,75 мм. По-видимому, ранее подобные сведения отсутствовали из-за того, что не различали молодь митилястера и мидии. По имеющимся сведениям личинки митилястера преобладают в планктоне в августе и оседают при размерах 0,23–0,31 мм (Захваткина, 1959). Поэтому появление на искусственных субстратах крупной молоди требует специальных объяснений. Данные о начале массового нереста митилястера в июне не позволяют принять тот факт, что в июле личинки успели осесть и вырасти до указанных размеров.

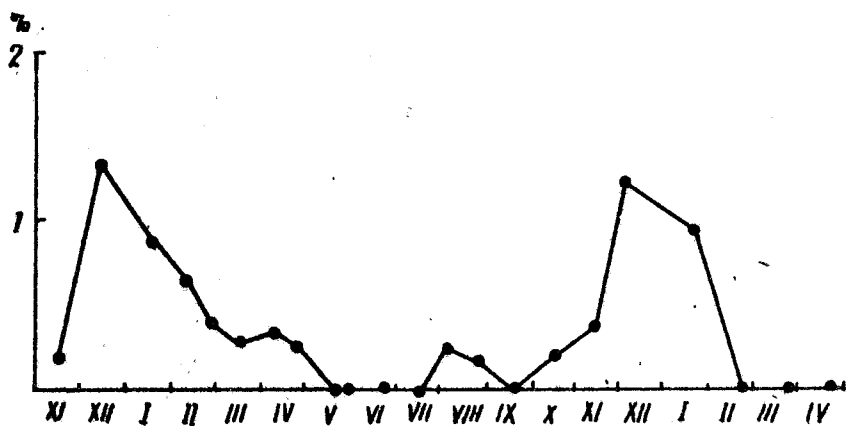
Исследование молоди митилястера на цистозире (Валовая, 1979б) показало резкие пики ее обилия (N) в июне и октябре (рис. 39). Размерный состав молоди этого вида менялся следующим образом (рис. 40): в ноябре преобладали моллюски длиной 0,45–0,70 мм, в начале июня — 0,45–1,0, к июлю — 0,70–1,25 мм. Интерпретация данных по размерной структуре не вызывает затруднений. После летнего размножения и пребывания личинок в планктоне произошло массовое оседание спата (длиной менее 0,4 мм) приблизительно в октябре, к



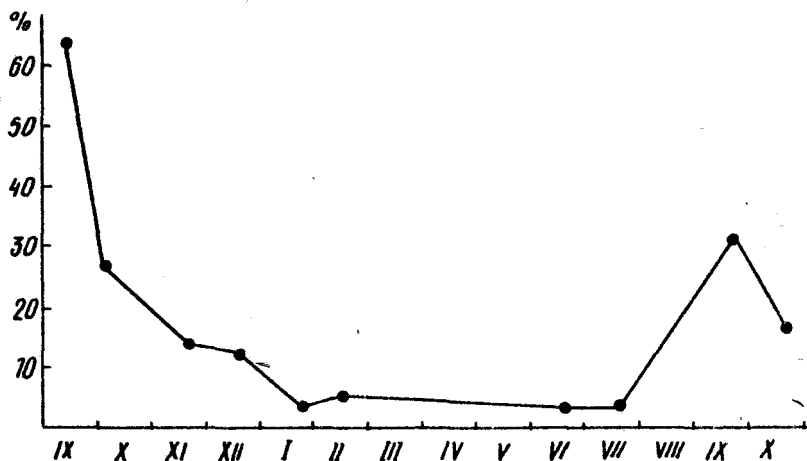
Р и с. 39. Сезонная динамика численности молоди митилястера на цистозире



Р и с. 40. Размерный состав молоди митилястера на цистозире в 1976 г.:
1 – 8 июня, 2 – 21 июня, 3 – 7 июля, 4 – 25 сентября



Р и с. 41. Динамика численности молоди митилястера длиной до 0,4 мм на камнях в бухте Казачьей за 2 года



Р и с. 42. Динамика численности молоди митилястера длиной до 0,4 мм на скалах в бухте Ласпи

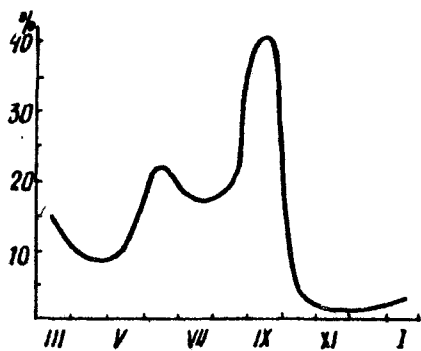
концу ноября молодь подросла. Зимой рост был резко замедлен из-за неблагоприятных условий, к концу июня доля моллюсков менее 0,75 мм резко упала в связи с активным ростом. Смещение модальных размерных классов от весны к лету не наблюдается по методической причине — в выборки включали только молодь мельче 2 мм.

Сезонная динамика численности митилястера на цистозире подтверждает наличие пика численности молоди длиной 0,45–1,0 мм в июне, но в этом исследовании остались неохваченными зимние месяцы. С учетом проводимых ниже данных по скальным субстратам мелководья можно предположить, что после октябрьского пика мелкой молоди на цистозире происходит снижение численности митилястера, так что июньский пик отражает новое появление моллюсков того же поколения.

На скалах у мыса Феолент модоль митилястера размером до 1 мм составляет в сентябре более 60 %, в апреле–июне 14 %, в июле 6 % (Валовая, 1981).

При экспонировании в море ванн с песком установлено появление молоди митилястера длиной 1–2 мм в мае и июле–августе (Просвилов, 1987).

Регулярные круглогодичные наблюдения за структурой поселений митилястера на прибрежных скалах в бухтах Казачьей и Ласпи дали наиболее полные сведения о характере динамики молоди. Численность митилястера длиной до 0,4 мм (недавно и впервые осевшей молоди) в бухте Казачьей два года подряд давала пики в декабре–январе (рис.41). Так же устойчиво в течение двух лет максимумы обилия молоди этой размерной группы в бухте Ласпи приходились на сентябрь–октябрь (рис. 42). Следовательно, массовое оседание личинок митилястера из планктона в бухте Ласпи происходило намного раньше, чем в Казачь-

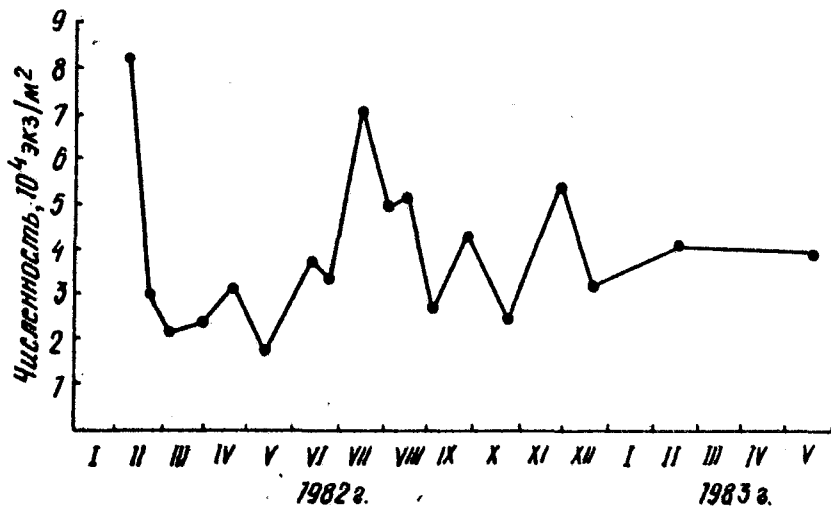


Р и с. 43. Сезонные изменения процента мидии (менее 1 мм длиной) в поселениях митилястера из бухты Омега

ей. В бухте Омега пик численности молоди длиной до 1 мм зафиксирован в сентябре, июньский пик менее выражен (рис. 43).

Вскоре после оседания численность мелкой молоди резко снижается и держится на минимальном уровне до конца весны. Так, в бухте Казачьей в январе средняя численность молоди до 0,4 мм составляла 85 тыс. экз/м², в начале февраля упала до 20–30 тыс. экз/м². Но в мае — начале июня численность молоди снова резко увеличилась (до

70 тыс. экз/м²), при этом размеры моллюсков составляли 0,5–1,5 мм. В бухте Ласпи после осеннего пика обилия молоди (340 тыс. экз/м²) происходит снижение до 50 тыс. экз/м², а в июне численность молоди длиной 0,5–1,5 мм дает пик (215 тыс. экз/м²).



Р и с. 44. Изменение численности митилястера генерации 1981 г. в бухте Казачьей

Соотношение обилия молоди при осенне-зимнем и последующем июньском максимумах, как и соотношение средних размеров моллюсков, позволяет с уверенностью считать их относящимися к одной генерации. Анализ сезонного года максимумов позволяет графически воспроизвести изменение численности моллюсков одной генерации на при-

мере бухты Казачьей (рис. 44). Аналогичные результаты получены для других генераций и для бухты Ласпи.

Все эти данные показывают, что после значительного (в 3—4 раза) снижения численности осевших из планктона личинок после зимы, с прогреванием воды до 21—22 °С, их количество в обсуждаемых местообитаниях почти восстанавливается до исходного при естественной и довольно небольшой элиминации.

Единственным приемлемым объяснением описанного явления может служить миграция молоди после первичного оседания, уход из прибрежных мелководных местообитаний от неблагоприятных зимних условий (низкой температуры и сильного штормового волнения). В то же время остаются неясными места зимовки и способ миграции. В лабораторных условиях молодь митилястера активно ползает по субстрату. Даже моллюски размером 6,5 мм при комнатной температуре перемещаются со скоростью до 2 см/мин, мелкие же особи более активны. Но мигрировать на большие расстояния таким способом митилястер вряд ли способен. При существовании фазного оседания у близкородственного вида *M. edulis* оказывается вполне вероятным всплывание молоди митилястера после первого оседания. Но возвращение на мелководье тем же путем требует еще одного массового перехода в планктон при размерах моллюсков около 1 мм. Этот процесс, если он происходит в мае—июне, должен быть зарегистрирован при многочисленных исследованиях летнего планктона в Черном море. Поэтому, хотя динамика численности молоди митилястера указывает на существование массовой миграции, предстоит уточнить в связи с этим много неясных вопросов.

ГЛАВА 7

СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ МИТИЛИД

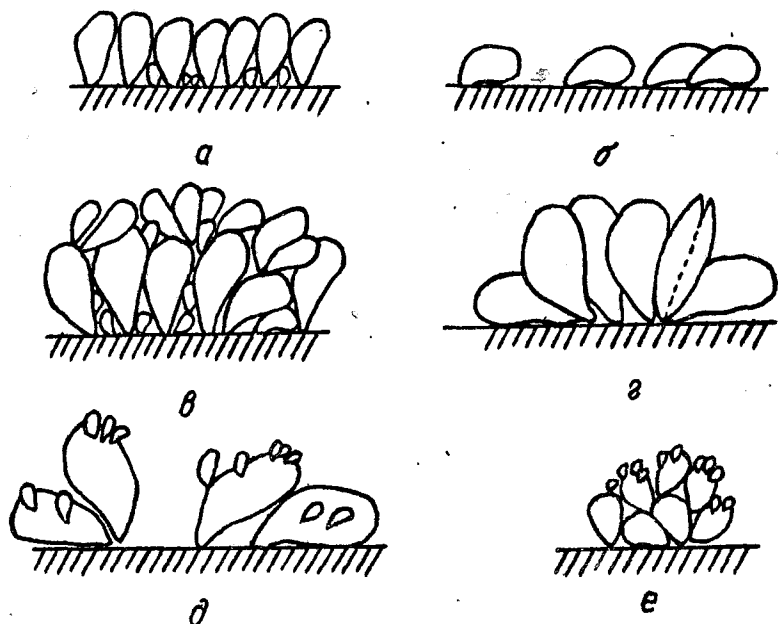
7.1. ТИПЫ ПОСЕЛЕНИЙ МИТИЛИД

Прикрепление митилид биссусом, выходящим наружу через зияние между створками на брюшной стороне, задает им вполне определенную общую ориентацию по отношению к плоскости субстрата. Одиночно расположенный моллюск обращен брюшной стороной к месту прикрепления. В скоплениях, к образованию которых склонны митилиды, моллюски обычно разворачиваются макушкой к субстрату, так что брюшная сторона наклонена к субстрату под большим или меньшим углом, а входное и выходное отверстия для фильтрации воды обращены от субстрата. Такое положение моллюска обеспечивается контактом с соседними особями, с которыми он скреплен биссусными нитями. Мышечные биссусные ретракторы, идущие от основания биссусного ствола, позволяют моллюску втягивать и выпускать наружу его проксимальную часть, регулируя натяжение биссуса. За счет этого может несколько меняться и общая ориентация моллюска.

На жестких и рыхлых грунтах митилиды находятся в разных условиях прикрепления, что обуславливает и различия в особенностях структуры образуемых ими поселений. Общее строение массовых поселений митилид вариabельно, основные же типы морфологии поселений хорошо отражают конкретные условия местообитаний.

Помимо "чистых" (моновидных) поселений митилид существуют смешанные, причем разнотипные. Их экологический анализ также представляет определенный интерес, но интерпретация некоторых особенностей затруднена при сегодняшнем уровне знаний.

Митилястер обитает в прибрежной зоне и характер его поселений в большой мере зависит от степени прибойности. Одиночно расположенные особи имеют "нормальную" ориентацию — обращены к субстрату брюшной стороной. Массовые плотные поселения митилястера, образующие сплошной одноярусный покров, называют щетками. В затишных местах, например, в кутовых частях бухт, митилястер образует рыхлые щетки (рис. 45), в которых моллюски сохраняют нормальную ориентацию. В прибойных местах поселения митилястера относятся к типу плотной щетки. Моллюски в этом случае, как правило, ориентированы к субстрату макушкой, густо оплетены биссусными нитями. В плотных щетках численность митилястера достигает 100–700 тыс. экз/м² в зависимости от размерно-возрастного состава поселения.



Р и с. 45. Типы агрегаций митилид в поселениях:

а — плотная; *б* — рыхлая щетка митилястера, *в* — сложная друза мидии на скалах, *г*, *д* — простые друзы мидии на рыхлых грунтах, *е* — друза фазеолины

Скаловая мидия у открытого побережья хорошо удерживается лишь на прочных субстратах, например на вулканических скалах. На известняках мидия крупнее 20 мм встречается, как правило, лишь в укрытиях, так как при ударах волн обрывается вместе с частицами непрочного субстрата.

В открытых волнам местах на прочных скальных субстратах, т.е. в наиболее опасных с точки зрения гидродинамического воздействия местообитаниях, мидия образует плотные щетки близ уреза воды. На относительно укрытых от волнового воздействия участках известковых скал также встречаются мидийные щетки.

В более защищенных укрытиях и на глубинах ниже 2–3 м, где действие волн ослабляется, мидии на любых жестких субстратах формируют многоярусные поселения — сложные друзы, с разнообразной ориентацией особей (рис. 45, *в*). Это разнообразие — относительно и сводится к тому, что моллюски принимают положение от нормального до обращенного макушкой к субстрату.

На искусственных субстратах, в зависимости от их свойств и гидродинамических условий места, мидии также образуют щетки или сложные друзы. Крупные друзы периодически обрываются под соб-

ственной тяжестью и под влиянием штормов. Напомним, что прикрепление мидий к конхиолиновому слою других моллюсков менее надежно, чем к основному субстрату, поскольку бляшки обрываются вместе с частицами рогового покрытия раковин.

В сложных друзах молодых (до 2 лет) мидий на вертикальных пластинах коллекторов, расположенных в 1–2 м от уреза воды, проверяли ориентацию моллюсков по отношению к плоскости морской поверхности. Выяснено, что они располагаются под любым углом при незначительном преобладании доли моллюсков, расположенных под малыми углами. Иными словами, большая часть особей на вертикальных субстратах ориентируется так, что щель между створками раковины приблизительно параллельна поверхности моря.

Максимальная длина моллюсков в сложных друзах мидий на пластинах коллекторов достигала 39 мм, но 78 % особей имели длину до 15 мм. Средняя толщина покрова мидий составляла 30 мм. Наиболее крупные особи располагались в один ярус, большинство — в 2–3 слоя.

Наблюдения за естественными поселениями мидий на открытых поверхностях скал в окрестностях Севастополя показали, что особи крупнее 5 см, как правило, прикрепляются непосредственно к субстрату, располагаясь в один слой. В промежутках между ними мелкие мидии могут образовывать второй слой. В целом толщина покрова не превышает длину наиболее крупных особей, т.е. обычно бывает не более 8 см. На неплоских субстратах сложные друзы мидий могут иметь повышенную толщину (Заика, Валова, 1985).

Выше обсуждались формы чистых поселений митилястера и мидии на скалистых субстратах в прибрежной зоне моря. Но в этих местообитаниях оба вида обычно формируют смешанные поселения. Отметим, что на искусственных субстратах (пластинах, сваях) крупный митилястер обычно не встречается. Вероятно, этот вид плохо оседает и выживает на гладких поверхностях, предпочитая скалы с мелкими неровностями, углублениями и трещинами.

На вулканических скалах у открытого побережья, на глубинах 0–10 м, в нижнем ярусе сложных друз мидии одиночно или шетками располагается менее многочисленный митилястер. В других случаях смешанные поселения могут представлять собой мозаику из относительно чистых пятен каждого из двух видов.

Изредка среди мидийных поселений встречаются простые друзы митилястера, имеющие форму шарообразной розетки, состоящей из моллюсков со сближенными макушками.

Исследования смешанных поселений показали положительную связь численности крупных мидий и митилястеров ($r = 0,7$), что справедливо и для сеголеток ($r = 0,8$). Эта корреляция обусловлена, в частности, хорошим оседанием молоди митилястера среди мидий, особенно на их биссусные нити.

Соотношение мидий и митилястера в поселениях и структура последних в известной мере определяются характером первичной колонизации субстрата моллюсками и ходом последующей сукцессии в конкретных условиях среды. Таким образом, структура поселений может изменяться во времени. На известняках в прибойной зоне из первичных смешанных поселений молоди двух видов развивается чистое поселение взрослого митилястера. Мидия по мере роста и увеличения размеров испытывает здесь все большее давление волн, кончающееся ее отрывом. В благоприятных для мидий местообитаниях в первичных смешанных одноярусных поселениях она довольно быстро в результате роста переходит в верхний ярус, оставляя митилястеру лишь просветы у субстрата и постепенно вытесняя его из своих поселений.

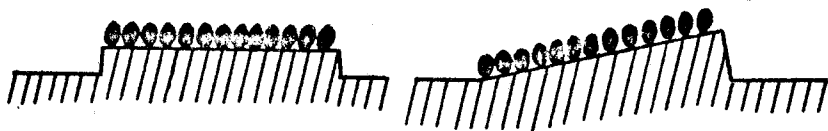
В сплошном покрове мидий суммарный объем просветов составляет 30–40 % объема покрова (Зайка, Валовая, 1985), причем расчетная доля просветов увеличивается с возрастанием размеров особей. Однако расчеты выполнены для постоянного сплошного покрова, тогда как фактически начальный покров может быть более разреженным.

Наблюдаются и сезонные изменения структуры поселений. Молодь митилястера при оседании часто предпочитает нитевидные субстраты, образуя большие скопления на талломах макрофитов. Много молоди митилястера в период его массового оседания появляется на биссусных нитях мидий в ее поселениях. Молодь черноморской мидии не дает предпочтения биссусным нитям и оседает в расчете на единицу площади субстрата равномерно как на них, так и на створки крупных особей (Валовая, 1979а). Позже молодь смещается в нижние участки щеток и друз, где она более укрыта от воздействия волн. Изменению структуры друз способствует и выедание молоди моллюсков рыбами с поверхностных участков поселений.

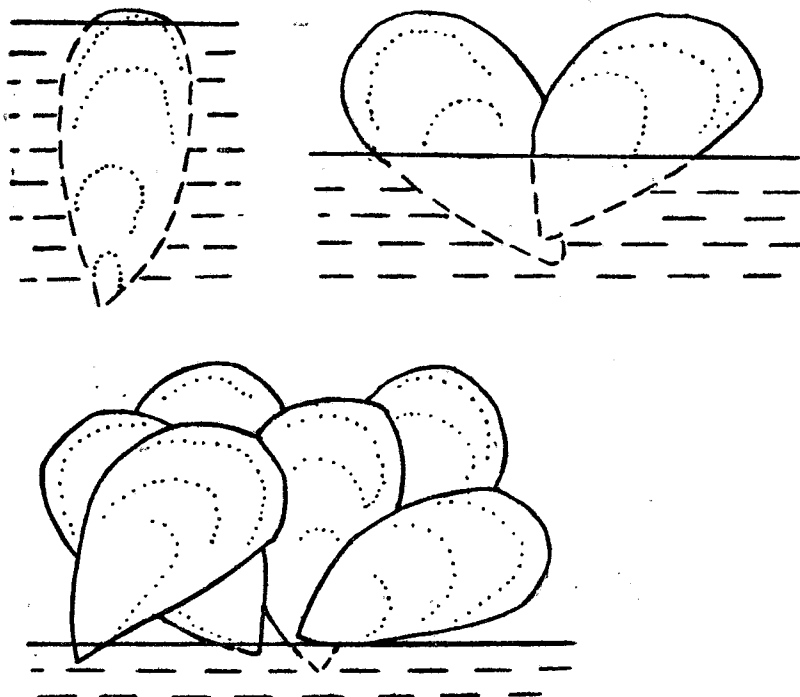
На рыхлых грунтах митилястер встречается единично, тогда как другие митилиды образуют массовые поселения. Наблюдения из подводных аппаратов на черноморском шельфе позволяют выделить несколько типов поселений мидий (Петров, Повчун, 1983).

На песчаных грунтах в диапазоне глубин 10–20 м распределение мидий носит равномерно рассеянный характер, когда моллюски располагаются одиночно, не образуя групп. В местах, где имеются крупные рифели, например, на Одесской банке, они заселяют гребневую часть рифелей, а между ними встречаются единично.

На глубинах более 20 м возрастает заиленность грунта, и в распределении мидий появляется пятнистость. Пятна разнообразны по форме и размерам — чаще всего вытянутые и округлые и в диаметре составляют 0,5–5,0 м. Различна выраженность их границ, что связано, вероятно, с характером заиленности грунта. Так, на заиленных ракушечниках границы пятен размыты, а на илах с незначительным содержанием песка и ракушки — выражены отчетливо. Мидии в пятне имеют различную



Р и с. 46. Схема микрорельефа, образуемого пятнами поселений иловой мидии



Р и с. 47. Степень погружения мидии в рыхлый грунт в зависимости от размеров группы

ориентацию, образуя рыхлые щетки, простые и сложные друзы. Плотность моллюсков может достигать нескольких сот экз/м², биомасса — более 5 кг/м².

Мидийные пятна часто на несколько сантиметров возвышаются над поверхностью грунта, образуя холмики. Вероятно, подобные холмики формируются в процессе многократной смены поколений на одних и тех же местах за счет оседания молоди на раковины взрослых и отмерших моллюсков. В течение длительного времени в местах таких поселений накапливается слой ракушки, возвышающийся вместе с поселением мидий над окружающим грунтом.

Своеобразные мидийные поселения наблюдались у Днестровского лимана на заиленных песках на глубине 15–17 м. В пятнах диаметр

0,5–2 м моллюски образуют плотную щетку, между пятнами встречаются одиночно. Пятна возвышаются на 5–10 см, грунт на границе пятна имеет резкий обрывистый край (рис. 46). Очевидно, мидия скрепляет грунт биссусом, препятствуя его размыванию существующими здесь течениями.

На жидких водонасыщенных илах мидии существуют в виде простых розетковидных друз, разбросанных на грунте на различных расстояниях друг от друга (часто друзья разделяют десятки метров). Одиночные мидии на таком грунте по мере роста под собственной тяжестью погружаются в ил. Нередко наблюдаются особи длиной 50–70 мм, полностью погрузившиеся в ил, так что над поверхностью видны лишь края раковины, а иногда — только края мантии. Объединение мидий в простую друзу препятствует их погружению в жидкий ил. Чем больше моллюсков в розетке, тем меньше они погружены (рис. 47). Объединение мидий в друзы, следовательно, можно рассматривать как приспособление к выживанию на водонасыщенных илах.

Судя по данным наблюдений, друзы образуются на илах уже после оседания молоди за счет активного перемещения моллюсков и их агрегации вокруг твердых частиц. На глубинах 30–35 м наблюдали друзы из молоди длиной 1–3 мм. При оседании молоди на створки взрослых мидий постепенно образуются сложные друзы и пятна поселений.

Совокупность пятен, друз и одиночных особей на некотором участке дна образует мидийные поля. Их протяженность и промежутки между ними измеряются десятками и сотнями метров (Петров, Повчун, 1983). Такие поля чередуются с обширными пространствами, на которых мидия встречается лишь единично.

Обычно границы мидийных полей размыты и лишь иногда выражены резко. Пространства дна, на которых протяженность полей заметно больше промежутков между ними, называют мидийными скоплениями. Размеры их достигают нескольких километров. Скопления, приуроченные к положительным формам рельефа, носят название мидийных банок (Петров, Повчун, 1980).

Таким образом, характер рыхлого грунта определяет особенности мидийных поселений. Описанное разнообразие форм поселений требует выбора адекватных методов при их исследовании. Едва на песчаных грунтах, где мидии распределяются относительно равномерно, дночерпатель дает удовлетворительные результаты, то на илах дночерпательные сборы желательно выполнять одновременно с подводными наблюдениями (Петров, Повчун, 1983).

Фазеолина образует пятнистые поселения, внутри которых моллюски агрегируются в комковатые рыхлые друзы, простые и сложные. Особи в друзьях обычно соприкасаются конхиолиновыми волосками, которые увеличивают площадь опоры моллюсков на илистый грунт, препятствуя погружению.

Молодь фазеолины оседает преимущественно на створки взрослых

особей, часто — на волоски вблизи сифональных отверстий, способствуя образованию и увеличению друз.

Форма пятен фазеолины в спокойной воде округлая, при наличии течений приобретает вытянутую форму. Зависимость формы пятен от характера течений исследована в районе южного берега Крыма Д.В.Семеновым. На глубинах 55–60 м накладывается влияние генерального циклонического и донного компенсационного течений. Здесь пятна фазеолины округлы, с нерезкими границами. На глубинах 75–80 м влияние компенсационного противотечения значительно ослаблено. Пятна вытягиваются в широтном направлении по ходу генерального течения, которое усиливает заиление у восточной границы пятен, делая ее размытой. У западной границы пятен взвесь и верхний слой осадка вымываются течениями. Эта граница выражена более резко. Аналогично выглядят пятна фазеолины на глубинах 85–90 м, где их форма приближается к треугольной с вытянутой к западу вершиной. Восточное ребро пятна заилено и выражено нерезко, юго-западное и северо-западное ребра треугольника четко очерчены, возвышаются над окружающим вымыванием грунтом на 2–10 см. Как и в поселениях мидий, здесь сказывается эффект закрепления грунта моллюсками, его защиты от вымывания придонными течениями. Тем самым поселения митилид оказывают влияние во взаимодействии с течениями на формирование микрорельефа дна.

На глубинах 50–60 м фазеолина обитает наряду с мидией, образуя совместные поселения. Однако мидия здесь встречается преимущественно одиночно, в том числе вкрапленная в пятна фазеолины. Эти пятна у южного берега Крыма на указанных глубинах имеют диаметр 10–20 см либо приобретают вид гряд длиной в несколько метров и шириной 0,5–1,5 м. Поселения фазеолины приурочены здесь к бугоркам и рифелям высотой в несколько сантиметров. Помимо описанных пятен, встречаются и небольшие друзы.

7.2. РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ ИЛОВОЙ МИДИИ

Размерную структуру популяций моллюсков обычно описывают, используя гистограммы распределения особей по размерам в достаточном представительных выборках. Такие данные получать легко, по черноморским митилидам их накоплено много и поэтому задача сводится к обобщению информации.

Благодаря обилию материала, особенно по мидии, ясны и те ограничения, которых необходимо придерживаться при анализе. Во-первых, следует говорить о структуре поселений, а не популяций. Границы последних пока не ясны. Наличие планктонных личинок сильно осложняет анализ популяций. Еще важнее, что размерная структура митилид на данной стадии жизненного цикла не может считаться популяционным

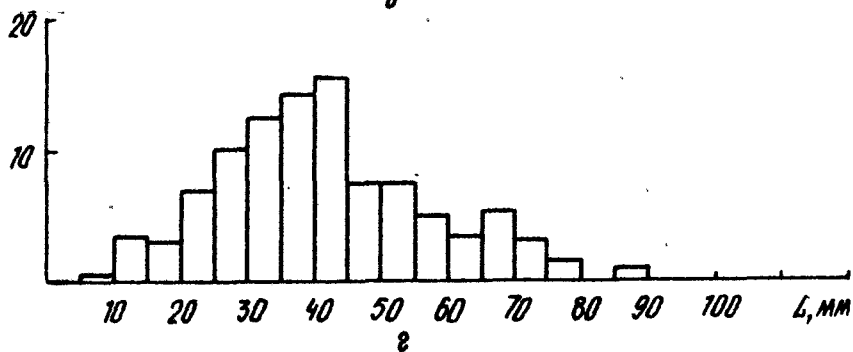
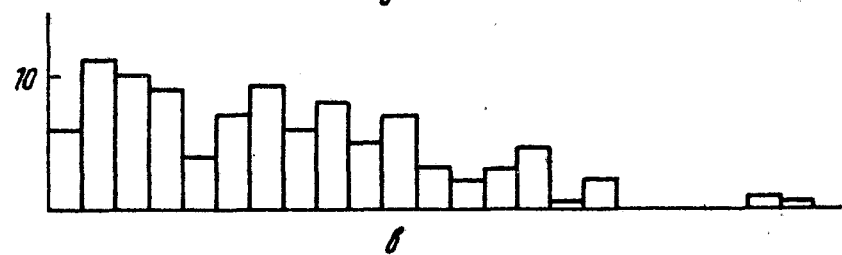
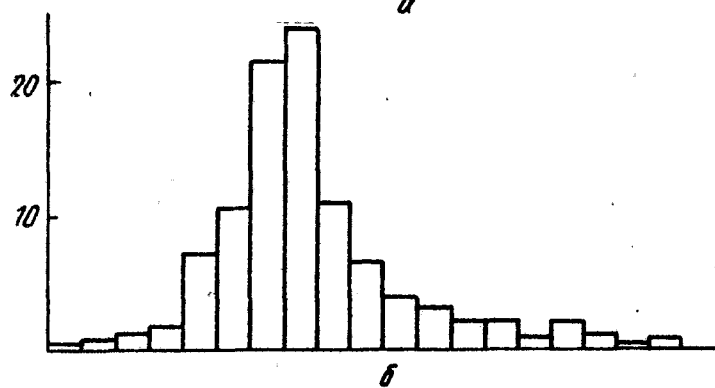
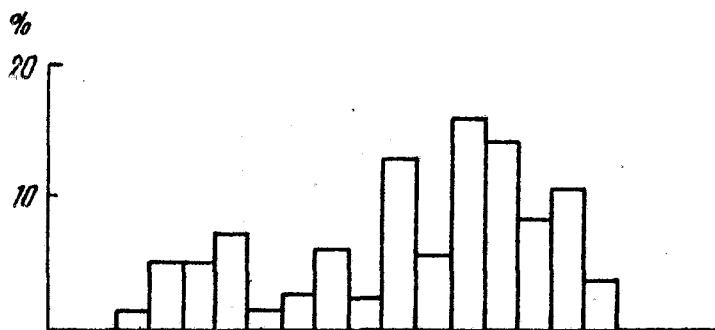
признаком, так как обнаруживает явную внутривидовую неоднородность.

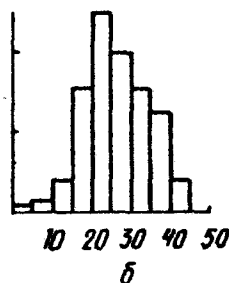
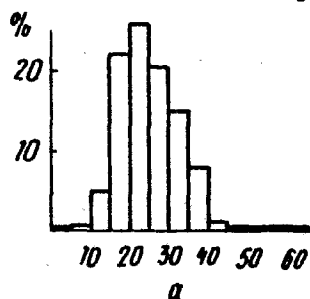
Во-вторых, построение и анализ гистограмм не всегда целесообразны. У границ обитания каждого вида митилид в Черном море существуют широкие зоны, в которых встречается только молодь. В районах заморов, ставших регулярными, поселения митилид постоянно состоят из моллюсков первого года жизни. На коллекторах и пластинах образований, на любых других временных (или периодически очищаемых) субстратах возрастной состав митилид своеобразен и не характерен для вида как такового. Анализ размерной структуры моллюсков во всех подобных случаях может иметь смысл лишь при выяснении специальных вопросов.

Наконец, в поселениях скаловой мидии, особенно на вертикальных поверхностях, установлены существенные различия в размерно-возрастном составе особей даже в ограниченном диапазоне глубин (см. 8.2). В данном случае важно подчеркнуть, что в неоднородных местообитаниях размерная структура поселений митилид быстро и резко меняется вдоль градиента существенных факторов среды. При этом локальные данные по структуре, полученные на одной площадке, невозможно рассматривать изолированно. Митилиды на скале, на глубинах 0, 3, 5, 10 м — это не автономные структуры, но части единого поселения. Известно, что мидии могут активно перемещаться, агрегируясь в размерно-возрастные локальные группировки. Естественно, что общее представление о структуре популяции для неоднородных местообитаний можно получить лишь при широком обследовании поселений каждого типа в их естественных границах. Таким образом, данные по размерной структуре конкретных поселений освещают лишь часть вопроса о структуре популяций митилид. Последний очень сложен, если учесть миграцию планктонных личинок и возможную, по крайней мере для некоторых видов митилид, миграцию ранней молодки (см. разд. 6.5).

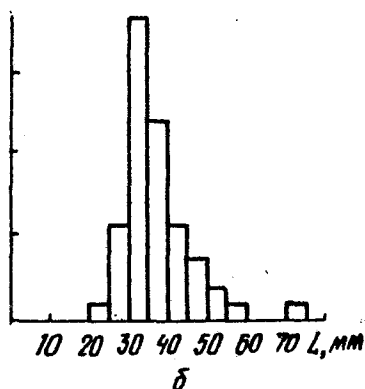
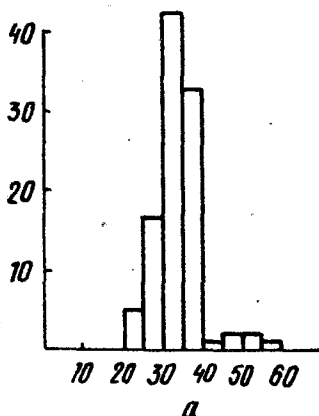
Поскольку размерный состав скаловой мидии обсуждается отдельно (см. разд. 8.2), здесь ограничимся анализом поселений иловой мидии. На первый план выступают сезонные изменения их структуры, связанные с режимом пополнения молодью. Поэтому пространственную вариабельность размерного состава следует анализировать с учетом сезонной изменчивости.

Прежде всего сопоставили состав иловой мидии при разной плотности поселений по данным водолазного обследования мидийной банки в районе пос. Межводное (Каркинитский залив) (Петров и др., 1986). Выборки взяты одновременно на участках с разным проективным покрытием мидии (рис. 48). При покрытии более 25 % мидия была распределена относительно равномерно. При меньшем покрытии моллюски размещались пятнами и друзами. Последние анализировались отдельно.





II



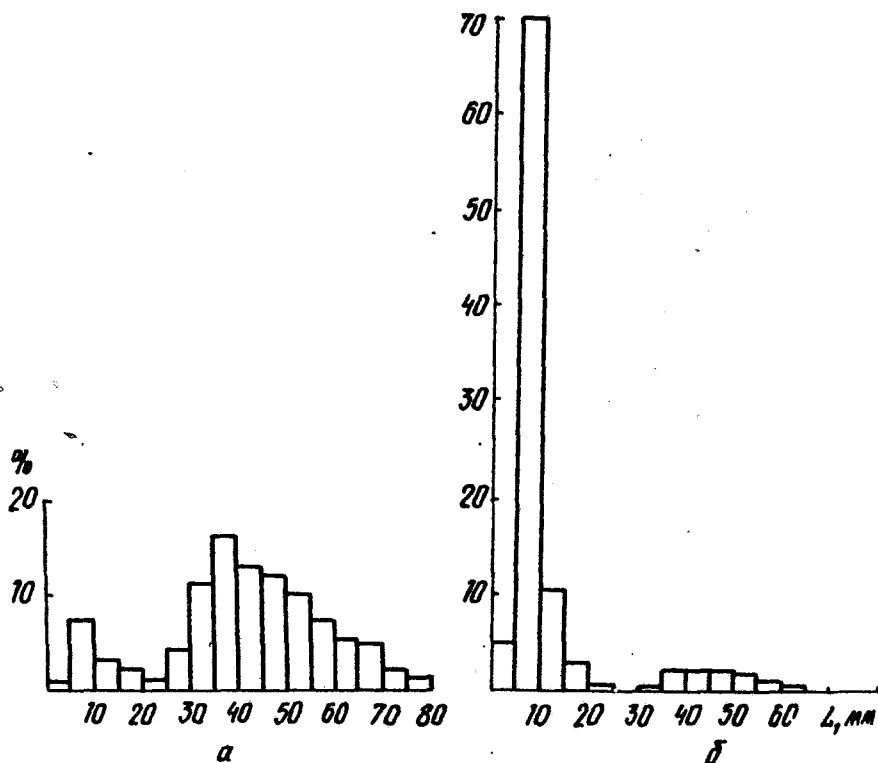
Р и с. 49. Размерный состав иловой мидии в пятнах (а) и вне пятен (б):
I — район Ново-Алексеевка, октябрь, глубина 15 м, II — Джарылгачский залив, август, глубина 19 м

Различия в структуре поселений оказались существенными, но не ясно, в какой мере они связаны с их плотностью. Друзы явно отличаются большей долей крупных моллюсков. Это может свидетельствовать об относительно слабом оседании на них молоди. Не исключено также, что в выборку взяты избирательно друзы, состоящие из крупных мидий.

Распределение мидий друзами отражает также непригодность участка для массового оседания спата, личинки лишь случайно находят здесь подходящий субстрат, в том числе уже сформировавшиеся друзы.

Р и с. 48. Размерный состав поселений иловой мидии разной плотности (Жаркитский залив):

а — отдельные друзы (глубина 22 м), б — покрытие дна до 25 % (22–23 м), в — покрытие 25–50 % (16–20 м), г — покрытие более 50 % (19 м)

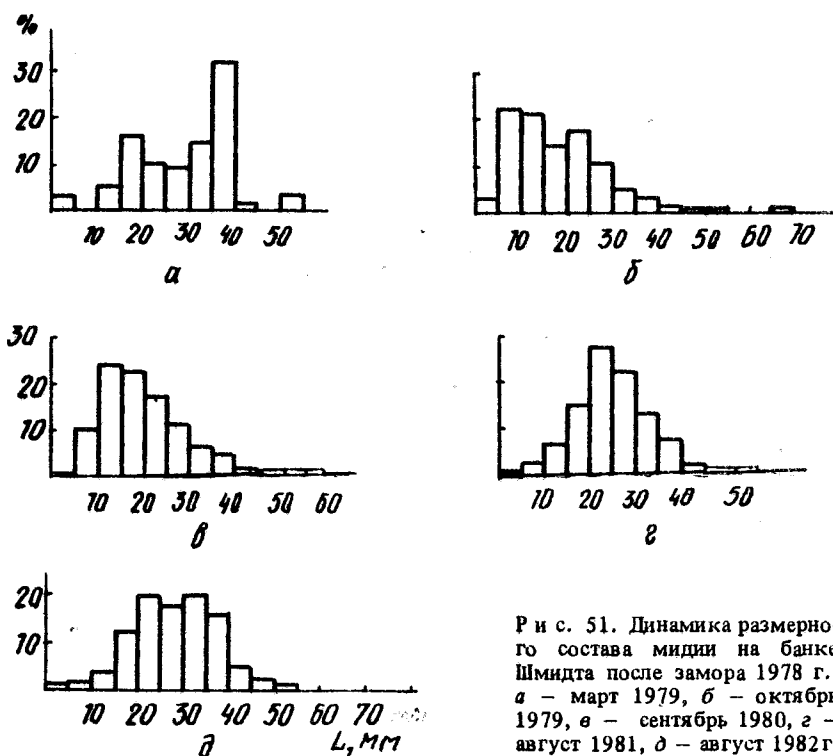


Р и с. 50. Локальные вариации размерной структуры мидии у п-ова Тарханкут: *а* — типичная структура, *б* — при локальном массовом оседании молоди (см. текст)

Повышение проективного покрытия свидетельствует о том, что условия оседания улучшаются. Это отражается в увеличении доли молоди. Различная выраженность модального класса на участках с разным проективным покрытием, по-видимому, не связана с плотностью поселений, так как меняется незакономерно.

В трех районах сопоставили состав мидий в пятнах и в окружающем пространстве, где моллюски были расселены поодиночке (рис.49). Оказалось, что размерная структура в пятнах и вне пятен почти идентична. Это установлено и для Одесской банки, где на глубине 6–10 м (29 мая 1980 г.) структура была сходной с приведенной для района пос. Ново-Алексеевка.

Если исходить из того, что размерная структура отражает условия роста и выживания моллюсков, то можно считать эти условия одинаковыми для мидий в пятнах и встречающихся одиночно в пределах небольшого участка дна. Следовательно, рост и выживание в этих случаях не связаны с плотностью поселений. Сама же плотность поселений



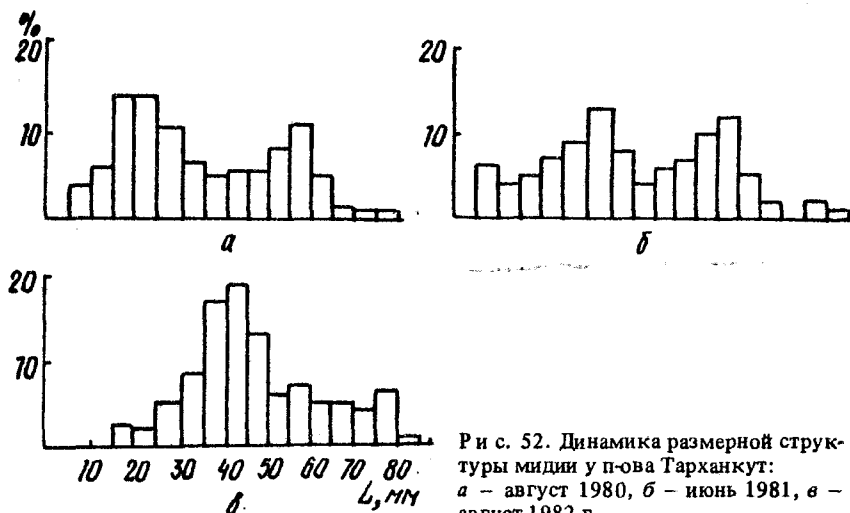
Р и с. 51. Динамика размерного состава мидии на банке Шмидта после замора 1978 г.: а — март 1979, б — октябрь 1979, в — сентябрь 1980, г — август 1981, д — август 1982 г.

тогда должна объясняться тоже не условиями роста и выживания, но лишь условиями оседания молоди, т.е. характером распределения субстрата.

Однако этот фактор не является единственным, обуславливающим оседание молоди. Многолетние водолазные обследования показали, что на такой однотипный субстрат, каким являются взрослые особи мидии, молодь оседает очень неравномерно в разных участках даже небольшого района. Так, на мидийной банке у северо-западной оконечности Тарханкутского полуострова в октябре 1983 г. обследование поселений иловой мидии было проведено на пяти станциях. На четырех из них размерная структура моллюсков была сходной и лишь на одной обнаружена масса осевшей молоди (рис. 50).

По-видимому, в этом проявляется сложное взаимодействие локальных гидрофизических условий, пространственной неоднородности распределения в пелагиали готовых к оседанию личинок, особенностей их переноса сгонно-нагонными течениями, локальных различий в стимулировании оседания химическими и физическими факторами.

Таким образом, локальные различия в размерной структуре поселений, связанные с большой или малой долей молоди, не обязательно

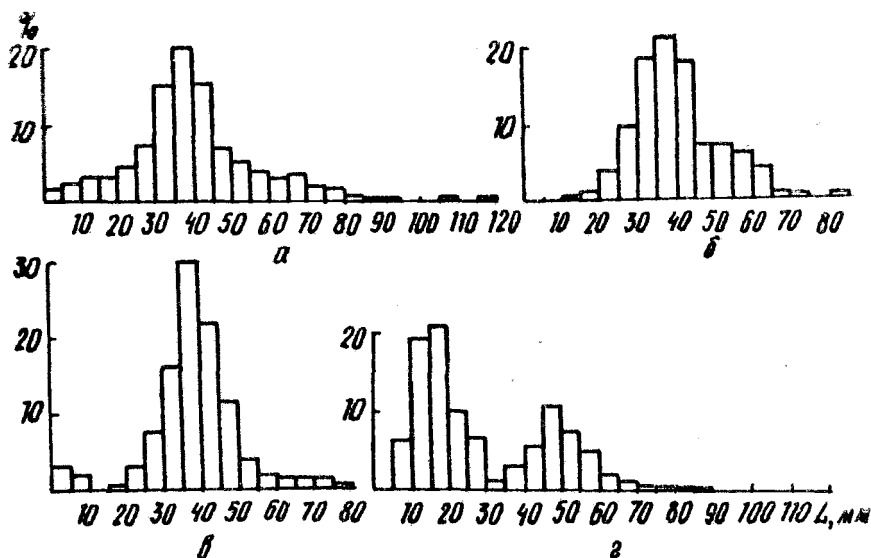


Р и с. 52. Динамика размерной структуры мидии у п-ова Тарханкут: *а* – август 1980, *б* – июнь 1981, *в* – август 1982 г.

связаны с количеством подходящего для оседания субстрата или урожайностью года в отношении личинок. Существует случайная (и весьма существенная по амплитуде) вариабельность оседания личинок мидии по пространству дна, которая меняется и от нереста к нересту. В этом убеждают наши исследования размерной структуры поселений мидии. Но эта вариабельность и усложняет интерпретацию данных о размерной структуре, поскольку вносит элемент случайности.

Поэтому детальное сопоставление гистограмм структуры поселений иловой мидии для разных районов не может дать многого. Обычно гистограммы показывают один пик размерно-частотного распределения моллюсков, если поселение относительно молодое. В зависимости от длительности существования поселения пик приходится на тот или иной размерный класс молоди, годовиков или моллюсков более старших возрастов. В долго существующих поселениях регистрируется два пика. При этом один модальный класс принадлежит половозрелым крупным моллюскам, второй – сеголеткам.

Несмотря на вариабельность в оседании молоди, структура постоянных поселений иногда бывает довольно устойчивой. Так, многолетние обследования мидийной банки в районе поднятия Шмидта (западная часть Каркинитского залива), где в 1978 г. произошел замор, показали очень медленные изменения в структуре восстанавливающихся поселений (рис. 51). При аналогичных исследованиях на банке у Тарханкута обнаружили, что после периода устойчивой структуры (1980–1981 гг.) она подвергалась значительным изменениям в 1982 г. (рис. 52). Аналогичная ситуация наблюдалась и в районе пос. Межводное (рис. 53).



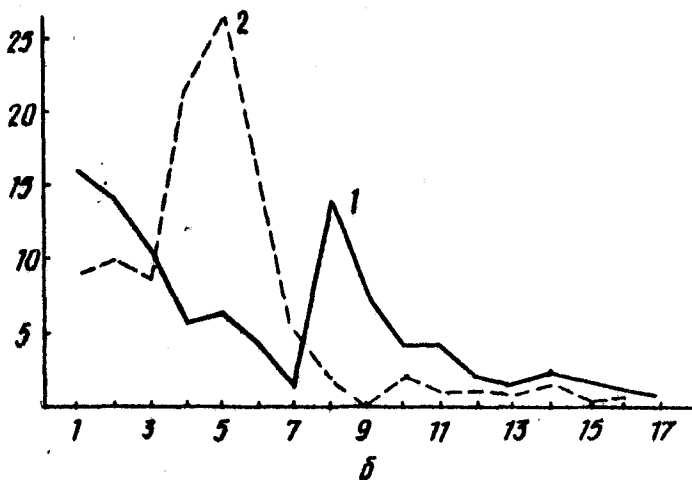
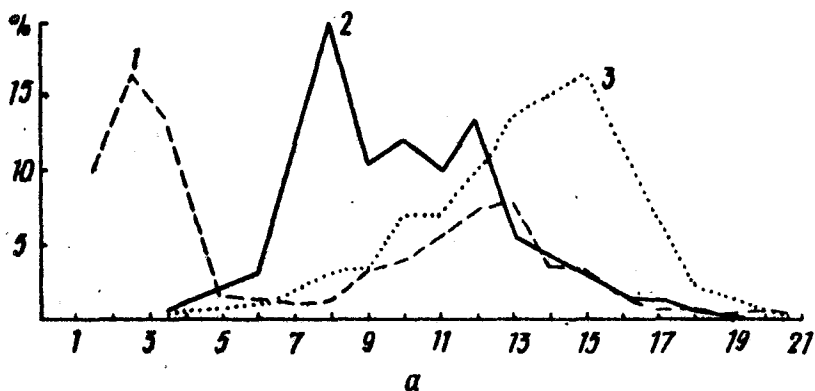
Р и с. 53. Динамика размерной структуры мидии в районе пос. Межводное : а – октябрь 1979, б – август 1982, в – август 1983, г – июнь 1984 г.

Таким образом, по характеру изменений размерной структуры от года к году можно различать "молодые" и "зрелые" поселения, причем период "старения" может смениться новым циклом сукцессии за счет внезапного "омоложения".

Сравнение поселений иловой и скаловой мидий обращает внимание на то, что на вертикальных скалах и сваях близ уреза воды гistogramмы размерной структуры постоянно обнаруживают резкий пик численности мелких сеголеток. Это объясняется избирательной элиминацией крупной скаловой мидии прибоем. Но, возможно, это не единственный фактор, вызывающий преобладание молоди в прибойных местах вблизи поверхности. Это явление рассмотрим при обсуждении размерной структуры поселений митилястера из прибойных и затопных местообитаний.

7.3. ПОСЕЛЕНИЯ МИТИЛЯСТЕРА

Исследование поселений митилястера из разнотипных местообитаний показало интересные и своеобразные черты размерной структуры. Значительно меньшая, чем у мидии, продолжительность жизни этого вида упрощает структуру, позволяет более отчетливо выявлять возрастные группы. Относительно сжатые сроки нереста усиливают выраженность пиков численности на гistogramмах. Эти пики соответствуют разным



Р и с. 54. Размерный состав поселений митилястера в затишных местообитаниях:

а – Азовское море (по В.П.Воробьеву, 1949) (1 – январь, 2 – апрель, 3 – июль),
б – бухта Омега (1 – март, 2 – май), *в* – бухта Казачья (1 – январь, 2 – июль,
 3 – сентябрь)

генерациям моллюсков и в результате их роста заметно смещаются по сезонам.

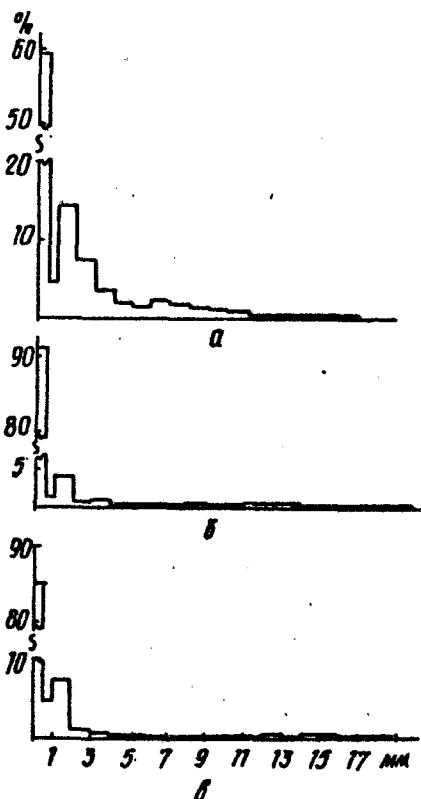
Все эти особенности наиболее четко проявились при исследовании митилястера в черноморских бухтах и Азовском море (рис. 54). Смещение пиков позволяет анализировать прирост размеров, что и было использовано (гл. 4). Сезонные изменения численности молоди длиной до 2 мм позволили вскрыть ее возможные миграции (см. разд. 6.5). Обратим внимание на то, что в затишных местообитаниях, как близ уреза воды, так и на глубинах, митилястер длиной до 2 мм никогда не дает пика численности большего, чем последующие модальные классы. Это особенно убедительно показывают многочисленные гistogramмы размерной структуры поселений митилястера, полученные для бухты Казачьей, из которых приведены лишь отдельные примеры (рис. 54, а).

Совершенно иначе выглядят гistogramмы размерной структуры для митилястера из прибойных местообитаний открытого побережья. Моллюски до 2 мм длиной резко преобладают в поселениях, от уреза воды до глубины 8 м (рис. 55) и в разные сезоны (рис. 56). Напомним, что сходные различия наблюдаются у мидий, обитающих на рыхлых грунтах и прибойных скалах у поверхности.

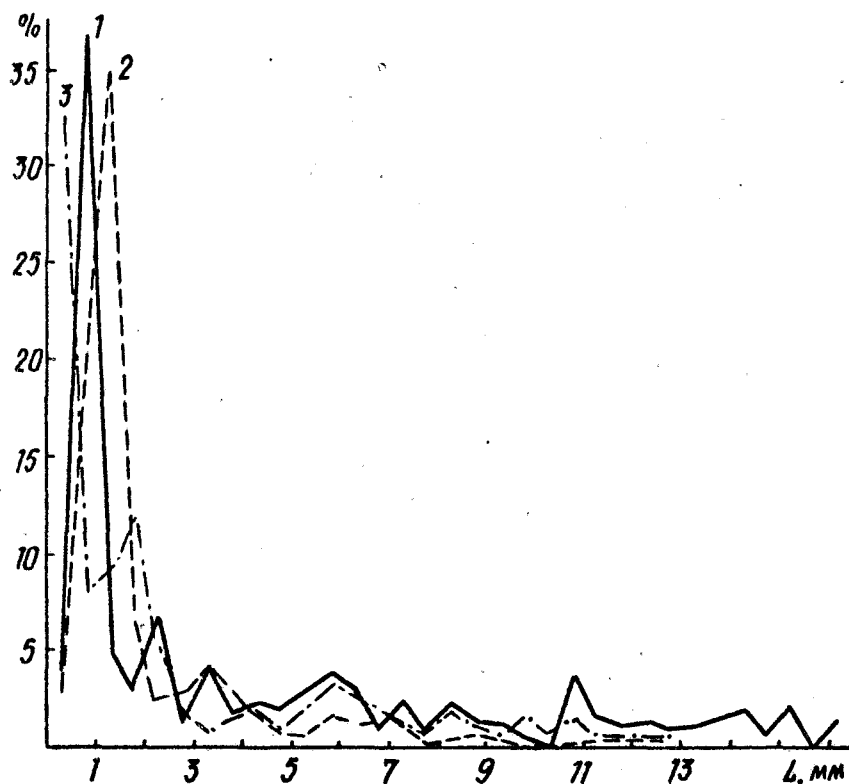
Можно предполагать, что избирательная элиминация крупных моллюсков прибоем действует на оба вида митилид. Но у открытого побережья мелкий митилястер преобладает в поселениях и на глубинах 3–8 м, где действие прибоа ослаблено.

У мыса Феолент данные получены в конце августа и пик появления молоди длиной до 0,5 мм, вероятно, обязаны рано начавшемуся оседанию личинок из планктона. Моллюски длиной 1–2 мм тоже значительно преобладают над последующими размерными классами.

При этом следует учитывать, что митилястер на глубинах 4–8 м растет лучше, чем близ уреза воды, а рост его в чистых поселениях схо-



Р и с. 55. Размерный состав митилястера у мыса Феолент:
а — глубина 0 м, б — 3 м, в — 8 м



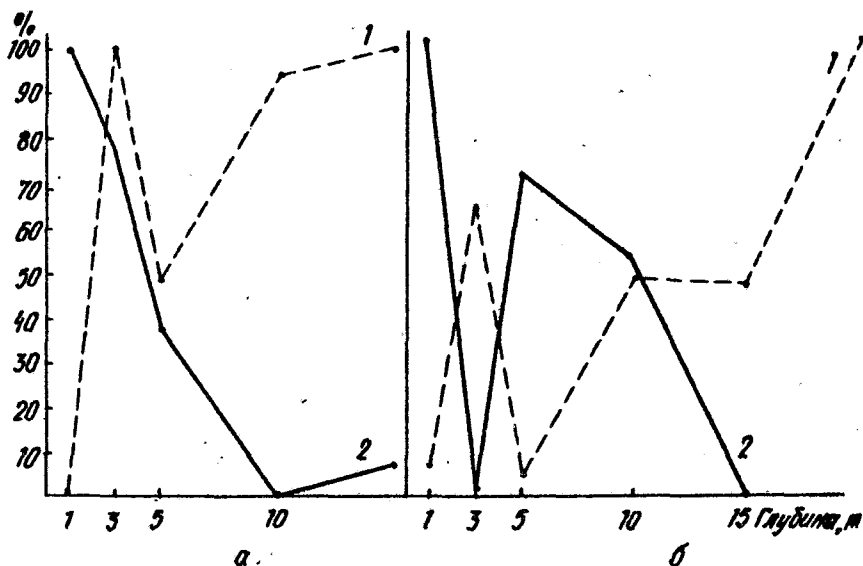
Р и с. 56. Размерный состав митилястера в бухте Ласпи (1 – февраль, 2 – июль, 3 – сентябрь)

ден у открытого побережья и в затишных частях бухт (см. разд. 4.4).

Наконец, чистые поселения митилястера в прибойных местах бывают гораздо плотнее, чем в затишных местообитаниях. Это означает, что среднюю численность крупных моллюсков прибой не снижает и преобладание молоди у открытого побережья должно объясняться иными причинами.

Объяснение этих причин требует дополнительных исследований. Сошлемся, однако, на некоторые сведения, заслуживающие внимания в связи с обсуждаемым вопросом.

Трехлетние обследования поселений митилястера в бухте Казачья позволили выявить значительную межгодовую вариабельность численности пополнения. Напомним для сравнения о пространственной вариабельности оседания личинок иловой мидии: даже широкомасштабные дисперсия и перенос личинок в открытом море не приводят к выравниванию их концентрации в планктоне и равномерному оседанию на поверхности однотипных субстратов. Естественно, что ограниченность



Р и с. 57. Численность митилид (в % от максимальной) на цистозире в прибойном районе Фороса (а) и в бухте Омега (б) в зависимости от глубины: 1 — моллюски длиной менее 0,5 мм, 2 — более 5 мм

водообмена заливов и бухт с открытым морем усиливает элемент случайности и амплитуду межгодовых флуктуаций обмена личинками. Если действительно существует уход молоди из прибрежной зоны к зиме, причем на относительно большие расстояния, с ее обратной миграцией к началу лета, то условия этого процесса также различны в бухтах и у открытого берега.

Следует учесть и возможность различного выедания молоди митилистера в двух обсуждаемых типах местообитаний. Исследование содержимого желудков рыб в Азовском море (Воробьев, 1949) показало, что потребление сеголеток митилистера в 5,8 раз выше, чем годовиков. В этом смысле может иметь значение лучшее укрытие молоди от прессы хищников в плотных поселениях (на прибойных скалах), чем в более рыхлых в затишных местообитаниях.

Проверка возможности и характера миграции молоди требует параллельного обследования разнотипных местообитаний. Известно, что митилистера много на талломах цистозиры, причем личинки этого вида явно предпочитают цистозиру в качестве субстрата. Однако возможные связи между поселениями на скалах и макрофитах остаются неисследованными.

Лишь в последнее время проведен анализ размерного состава молоди митилид на цистозире, в единовременном (20–29 июля) собранных пробах из разных районов южного берега Крыма, на глубинах от 1 до

15 м (Маккавеева, 1988). Согласно этим данным, изменение численности и размерного состава молоди митилид по глубине неодинаково в разных районах. Локальные различия отчасти связаны с гидродинамическими особенностями районов, уровнем антропогенного влияния.

Для многих районов отмечено, что численность молоди длиной до 0,5 мм была минимальной на малых глубинах, тогда как моллюски крупнее 5 мм имели максимальное обилие на глубине 1 м и минимальное — на 10–15 м (рис. 57). На эту зависимость накладывается падение численности моллюсков разных размеров на глубинах 3–5 м, возможно, связанное с обитающими здесь рыбами (зеленушками). К сожалению, в приведенной выше работе не проводился раздельный учет митилястера и мидии.

7.4. ПОСЕЛЕНИЯ ФАЗЕОЛИНЫ

Детальное описание размерной структуры поселений фазеолины у побережья Крыма по сезонам и глубинам дала М.И.Киселева (1981). Молодь длиной 1–3 мм учитывалась после промывки дночерпательных проб через мелкое сито. В отличие от проб за апрель, июнь и ноябрь, где молодь этих размеров была многочисленна, в февральских пробах ее оказалось очень мало. Это дало основание считать размерную структуру изменчивой по сезонам по причине отсутствия размножения зимой.

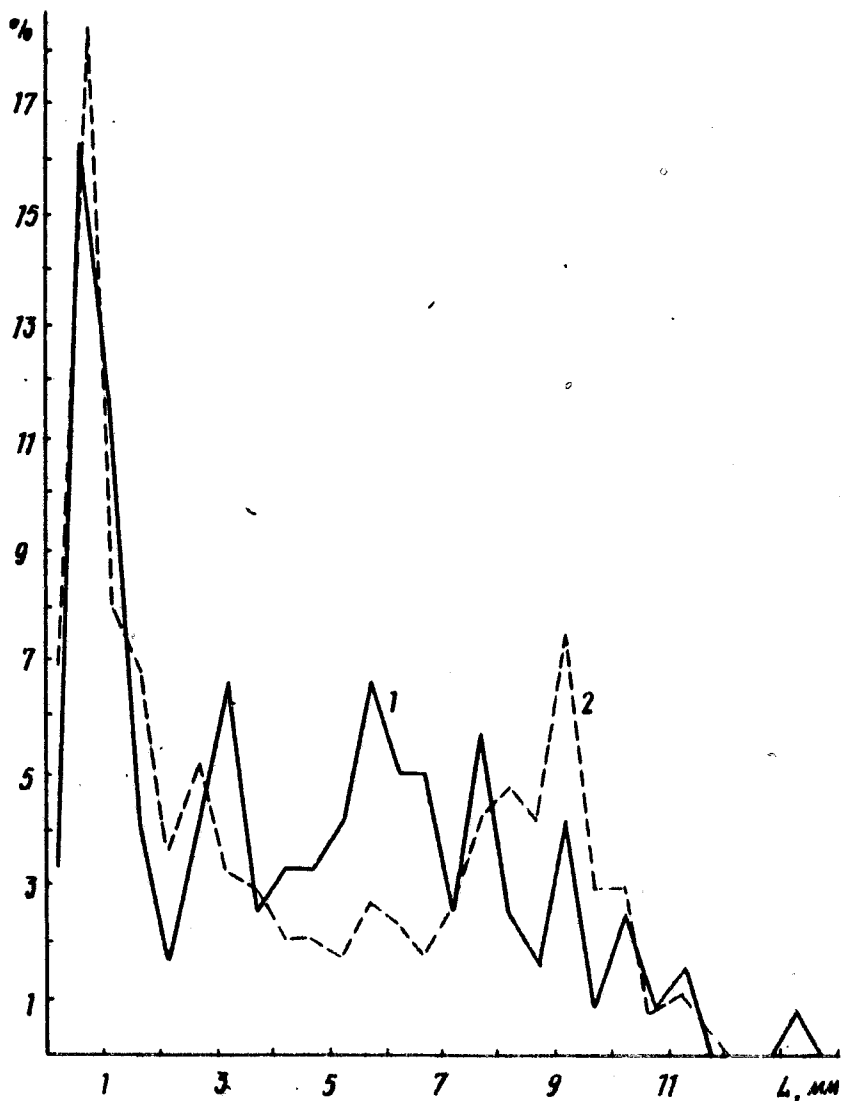
Наши исследования показали, что готовые к размножению половозрелые моллюски встречаются круглый год. Учет молоди проводили, начиная с только что осевших мелких моллюсков, подсчитывая их не в промытых пробах грунта, а в друзьях фазеолины, взятых с поверхности дночерпательных "монолитов". Полученные данные позволили уточнить представление о сроках размножения вида и размерной структуре поселений.

Относительное постоянство условий в зоне обитания фазеолины и круглогодичное размножение этого вида приводят к тому, что размерная структура поселений не меняется по сезонам. Типичные черты размерного распределения фазеолины (рис. 58) отражают также относительную стабильность ежегодного пополнения популяции молодью.

Распределение по размерам оказывается сходным и в разных районах, хотя в некоторых случаях, как в районе Туапсе — Шепси, дополнительные пики численности размерно-частотного распределения моллюсков указывают на существование особо "урожайных" лет.

Размерная структура присутствующих в друзьях створок мертвых моллюсков отражает типичное распределение смертности по возрастам (рис. 59). Пик смертности приходится на моллюсков длиной более 8 мм, т.е. на возрастные группы старше 5,5 лет.

Структура поселений фазеолины, оставаясь стабильной в пределах сходных глубин, обнаруживает определенные изменения с их увеличе-



Р и с. 58. Размерный состав фазеолины у побережья Крыма (1 — глубина 74 м) и Кавказа (2 — глубина 50 м)

нием. Напомним, что численность и биомасса фазеолины возрастают от верхней границы сообщества фазеолины (50–60 м) к основной зоне (75–85 м), затем снова снижаются (Киселева, 1981). На глубине около 80 м происходит и заметное изменение структуры поселений.

На глубинах от 50 до 80 м доля половозрелых моллюсков (круп-

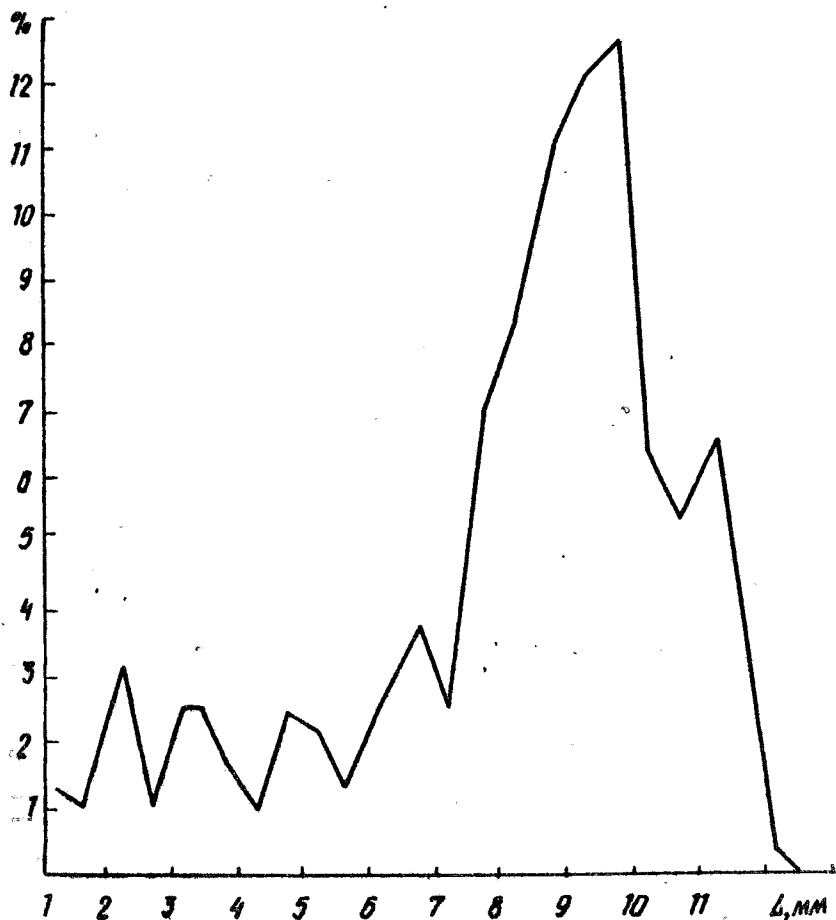
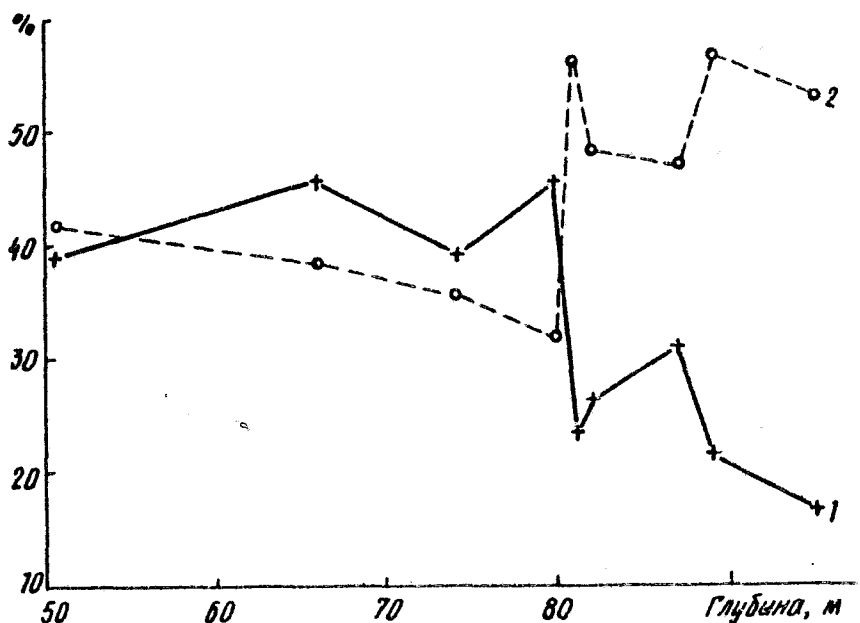


Рис. 59. Размерный состав раковин мертвых особей в друзах фазеолины

нее 5,5 мм) и молоди мельче 2 мм меняется мало. С дальнейшим возрастанием глубины доля крупных моллюсков быстро снижается с 39–46 % до 17 на глубине 95 м. Параллельно доминирующей в поселениях становится молодь (рис. 60).

Существенное уменьшение общей численности взрослой фазеолины на глубине более 80 м снижает суммарную площадь субстрата, пригодного для оседания спата. В результате здесь количество молоди, осевшей на одну взрослую фазеолину, в среднем в 2,3 раза выше, чем на глубинах менее 80 м.

Данные других авторов позволяют заметить некоторые различия преобладающих размеров фазеолины из разных районов (в этих исследова-



Р и с. 60. Изменение доли мелких и крупных особей фазеолины с глубиной: 1 – половозрелые моллюски длиной более 5,5 мм, 2 – молодь длиной менее 2 мм

дованиях мелкая молодь не учитывалась адекватными методами). Так, у южного берега Крыма и у берегов Кавказа большинство моллюсков имели длину до 10 мм, тогда как у мыса Тарханкут модальными были размеры 10–12 мм (Иванов, 1962), а в районе Босфора преобладали особи длиной 12–14 мм (Михайлова, Булатов, 1989). Отмечается также влияние антропогенных воздействий последних десятилетий, в частности донных тралений, на размерный состав фазеолины в районе Ялты (на глубинах 70–100 м).

ГЛАВА 8

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

8.1. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПО МЕСТООБИТАНИЯМ

Рассмотренные в гл. 1 черты крупномасштабного распределения митилид по районам и глубинам Черного моря отражают различия в реакции видов на тип субстратов, режим температуры и солености. Данные по оседанию личинок дополняют сведения об особенностях выбора местообитаний. Но экологическая валентность личинок и поздних стадий развития не совпадает. Осевшая молодежь не везде хорошо растет и достигает половозрелости. Пространственная дифференциация элиминации хищниками и других факторов выживания также приводит к тому, что распределение молодежи и крупных моллюсков значительно различается. Для освещения этих вопросов необходим детализированный анализ распределения митилид в меньших пространственных масштабах и при более детальном разделении местообитаний.

Специальный интерес представляет вопрос о взаимовлиянии и возможной конкуренции между митилидами. С этой точки зрения важны сведения об особенностях распределения моллюсков в тех местообитаниях, где наблюдается совместная встречаемость разных видов митилид. Такими пространственно контактирующими парами видов являются митилястер — мидия, мидия — модиола, мидия — фазеолина. В старых публикациях нередко высказывания о вытеснении одних видов митилид другими, о роли первичного захвата субстрата. Как правило, подобные заключения не подкреплены однозначными свидетельствами межвидовой конкуренции митилид. Имеющиеся данные о совместной встречаемости следует заново проанализировать.

Полученные нами и систематизированные данные опубликованных работ фрагментарны и неполны. Но они полезны для последующего анализа экологической обусловленности распределения митилид в разных пространственных масштабах.

Типы местообитаний, в которых встречаются единичные неполовозрелые особи каждого из видов митилид, отличаются большим разнообразием. Например, молодежь митилястера в очень небольшом количестве отмечена в местообитаниях модиолы адриатической, иловой мидии (Киселева, Славина, 1965). Но целесообразно ограничиться обсуждением местообитаний, в которых каждый рассматриваемый вид

если не многочислен, то представлен половозрелыми, размножающимися особями.

Митилястер, в отличие от мидии, может достигать половозрелости на цистозире (близ основания талломов, реже — в междуузлиях). На рыхлых грунтах он имеет меньшее число местообитаний, чем мидия.

На скалистых субстратах как у открытых берегов, так и в бухтах митилястер обитает одновременно с мидией, причем на отдельных участках доминирует, образуя даже чистые от мидии поселения. На камнях биомасса митилястера бывает в 4 раза меньше, чем на скалах (Валовая, 1979б). Видимо, такие камни перекатываются при сильных штормах, либо оброст на них уничтожается перемещением гальки. Это подтверждают данные, согласно которым митилястер обитает на камнях, обросших цистозирой, но отсутствует на голых камнях (Резниченко, 1957). С действием прибой связана и ориентация митилид на скалистых субстратах. Так, митилястер на прибойной стороне отдельно стоящих скал обитает преимущественно в расщелинах, трещинах, и гораздо чаще встречается на затишной стороне скалы.

При анализе роста митилид приводились данные о существенном влиянии прибойности (см. разд. 4.3). Этот фактор определяет также общее количество митилид в разнотипных прибрежных местообитаниях. Рассмотрим данные по распределению мидий на вертикальных скалах в районе Карадага (Золотые ворота).

С учетом преобладающего направления ветров и приблизительной балльной оценки степени прибойной активности участки скал разного положения и ориентации были объединены в четыре группы местообитаний: прибойные, умеренно прибойные, слабо прибойные и местообитания внутриарочного протока, где степень прибойности считалась неопределенной. Ниже приведены средняя численность (N) и биомасса мидий (B) в среднем по каждой из групп местообитаний у поверхности на скале Золотые ворота (Карадаг).

Местообитания	N , экз/м ²	B , кг/м ²
Прибойные	1090	8,82
Умеренно прибойные	1510	17,65
Внутриарочный проток	1600	21,27
Слабо прибойные	2200	45,96

Увеличение обилия мидий с уменьшением степени прибойности очевидно. Местообитания внутри арки Золотых ворот, защищенные от прямых ударов волн, но характеризующиеся сильным течением, занимают, как видно, промежуточное положение между умеренно прибойными и слабо прибойными.

Массовое присутствие молоди того или иного вида не свидетельствует об оптимальности местообитаний для взрослых моллюсков. Так, количество молоди митилястера в друзьях мидии в 5 раз выше, чем на цистозире, в расчете на единицу площади субстрата (Валовая, 1979а). Молоди митилястера в друзьях мидий значительно больше (до 70–95 %

в большинстве проб), чем молоди самой мидии. В то же время соотношение численности взрослых моллюсков здесь совершенно иное.

На рыхлых грунтах митилиастер обитает далеко не везде. В озере Донузлав этот вид предпочитает ракушечник. Встречается также на песках в местах произрастания хары. На песках без макрофитов отсутствует, что может быть связано с различиями в характере переноса осадка при волнении.

Довольно обстоятельно исследованы особенности распределения по местообитаниям иловой мидии. Выяснена роль глубины, гранулометрического состава осадков. Подводные наблюдения выявили влияние придонных течений, микрорельефа на распределение мидии и фазеолины. Следует подчеркнуть взаимозависимость перечисленных факторов. С глубиной уменьшается влияние волнового переноса осадков, увеличивается заиленность, сглаживается рельеф. Эта тенденция нарушается в зонах действия мутьевых потоков, подводных течений. Положительные формы рельефа отличаются более плотным грунтом, имеющим большее содержание крупных фракций частиц. Такие участки, бугорки и гребни рифелей в первую очередь заселяются митилидами. Живые моллюски сами служат субстратом для оседания молоди, а после отмирания обогащают местообитание ракушей. Придонные течения заносят части пятен поселений со стороны, обращенной к потоку. С обратной стороны грунт вымывается. Тем самым течение придает поселениям моллюсков определенную форму. Одновременно меняется характер рельефа, причем не без влияния поселений митилид.

Обитающая на большой глубине фазеолина справедливо считается адаптированной к жидким илам лучше мидии. Но нужно учесть, что в дночерпательных пробах не встречаются одиночные крупные особи фазеолины, лежащие на грунте. Они всегда прикреплены к камешкам, створкам мертвых моллюсков, любым другим кусочкам твердых субстратов. Обычно фазеолина объединяется в друзы, в составе которых немало створок ранее отмерших особей. В целом друза представляет собой образование, способствующее удержанию на поверхности илистого грунта.

Пятнистый характер поселений мидии и фазеолины представляется случайным, но обычно нам просто не известны особенности участков дна, препятствующие или способствующие обитанию моллюсков. В районе Евпатории фазеолина отсутствует на характерных для нее глубинах. Расположение этого участка совпадает с зоной железомарганцевых конкреций. Очевидно, физико-химические условия, вызывающие образование конкреций, являются локальными факторами, препятствующими обитанию фазеолины. Любопытно, что ранее в этом районе фазеолина была многочисленна, о чем можно судить по обилию створок длиной 8–10 мм, которые зачастую и служат ядрами конкреций.

8.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИТИЛИД НА ВЕРТИКАЛЬНЫХ ПОВЕРХНОСТЯХ

Исследование митилид на вертикальных твердых субстратах естественного и искусственного происхождения имеет специальный интерес в связи с проблемами обрастаний и марикультуры. Но соответствующие материалы важны и для углубления знаний об экологии видов. На дне и вертикальных поверхностях одни факторы меняются с глубиной синхронно, например температурный режим, освещенность. Другие факторы определяют различия в распределении митилид по глубине на пологом дне и вертикальных субстратах, и сравнение важно для уточнения требований моллюсков к условиям среды, для выявления лимитирующих факторов. В частности, при анализе распределения митилид на вертикальном однотипном субстрате исключается изменение свойств основного субстрата по глубине, характерное для рыхлых грунтов. Это заставляет искать иные причины в различиях поселений моллюсков на разных горизонтах.

При обсуждении данных по обрастанию вертикальных искусственных субстратов приходится учитывать время их экспозиции, так как распределение митилид в климаксных поселениях сильно отличается от переходных. На установках, включающих заякоренные буи, вежи, не все их элементы обрастают одинаково, т.е. не являются однотипным субстратом. На любых твердых субстратах размерно-возрастной состав моллюсков сильно зависит от сезона регистрации. Кроме того, мидия за первый год жизни может достигать длины 50 мм, так что кривые размерного распределения определяются преимущественно оседанием и выживанием первогодков и в этом смысле дают ограниченную информацию. Наконец, на вертикальных поверхностях дополнительный эффект оказывает отрыв моллюсков штормами. Под сваями, стенками и другими подобными субстратами у открытого побережья всегда много сорванных волнами мидий. Элиминация крупных особей волнами усиливается к поверхности моря, что отражается на динамике размерной структуры поселений по глубине. Неясными остаются пока масштабы перераспределения осевших моллюсков по глубине за счет сползания крупных особей вниз, установленного некоторыми исследователями (Садыхова, Тегетаев, 1987).

В большом интервале глубин выполнено малое число наблюдений за распределением митилид на вертикальных субстратах. Специальное исследование в диапазоне глубин от 0 до 85 м проведено на установках, включавших буи на 0 и 8–10 м, соединенные заякоренным тросом с размещенными на нем у дна пластинами (Долгопольская, 1959). Установки экспонировали 5, 7, 9 и 12 месяцев на расстоянии 12–15 миль от берега при глубине места около 90 м. Из митилид в работе обсуждается только мидия.

Обнаружено, что оседание молоди происходит во всей исследо-

ванной зоне. На пластинах на глубине 75–85 м наблюдали молодь размерами до 5–8 мм, преимущественно до 1–2 мм, численностью до 2700 экз/м². По-видимому, эта молодь принадлежала фазеолине. Во всяком случае, ювенильные мидии редко встречаются на илах в диапазоне глубины 40–80 м (Г.А.Киселева, 1972; М.И.Киселева, 1981), тогда как отмеченная на пластинах плотность моллюсков одного порядка с численностью молоди фазеолины на грунте на 80 м. Кроме того, по нашим данным, из 846 экз. молоди длиной 1–2 мм, собранной в друзах фазеолины, лишь 0,8 % составляла мидия. Остальная молодь принадлежала фазеолине.

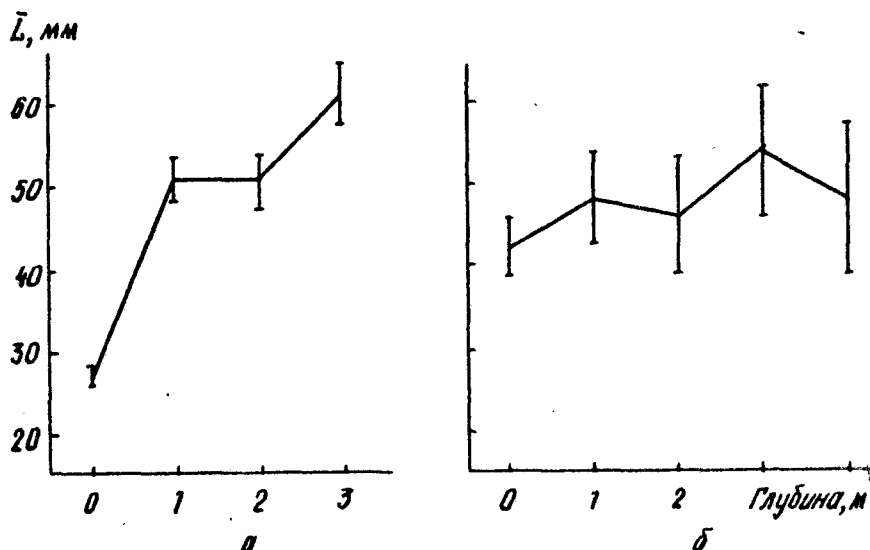
Сравнение обрастаний на поверхностных и притопленных буйх показало, что на 8–10 м численность, размеры и общая биомасса мидии выше. Таким образом, условия выживания и роста мидии улучшались от поверхности к указанной глубине. На тресе мидии были мельче и менее обильны, причем с глубиной их число и размеры убывали, а на 25–28 м исчезла даже молодь. Напомним, что время экспозиции установок — до одного года.

При водолазных обследованиях вертикальных опор платформы, длительное время стоящей у открытого берега (глубина места 30 м), сплошной покров мидии обнаружен до самого дна. При многолетней экспозиции буйев на поддерживающих их цепях и тросах также наблюдается сплошное обрастание мидией до глубины 40 м и более. На опорах причалов и на молу в пределах бухты мидии покрывают субстрат до самого дна, до глубины 13 м (Миловидова, 1986).

Все эти данные свидетельствуют, что на твердых субстратах мидия может образовывать постоянные поселения высокой плотности и достигать половозрелости на всех глубинах от уреза воды до 40–50 м. Размерно-возрастная структура таких поселений существенно меняется по горизонтам так же, как численность и биомасса. На фоне значительной случайной изменчивости прослеживаются и общие закономерности, в большей мере обязанные специфике гидродинамической активности в разных местообитаниях, первичным и вторичным свойствам субстратов. Материалы по этим вопросам многочисленны и получены в пределах приповерхностных горизонтов.

Неоднократно подтверждались давние сведения (Воробьев, 1938) о том, что в пределах 0–4 м глубины размеры мидий в обрастаниях уменьшаются к поверхности. На сваях в северо-восточной части моря оседание молоди митилид было преобладающим у поверхности свай (0–20 см), а наибольшие размеры регистрировались в нижней части (1,5–2 м). При этом четко показана значительная изменчивость размерной структуры поселений по сезонам (Садыхова, 1986). Увеличение средних размеров мидии с глубиной установлено и в других районах (Миловидова, 1973, 1986).

Нами исследованы митилиды на двух деревянных вехах длиной более 5 м, в течение трех лет экспонировавшихся в 4 милях от север-
134



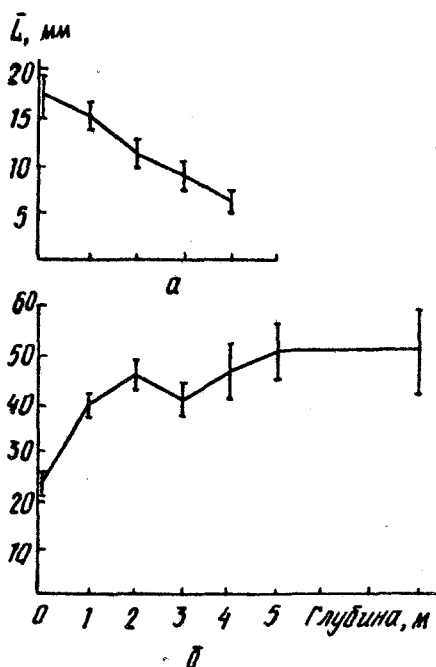
Р и с. 61. Изменение среднего размера мидий по глубине на сваях у открытого берега (а) и в бухте (б)

ного берега Каркинитского залива, при глубине места 15 м. Одна из вех была притоплена на 3 м. Произведенная осенью (октябрь) съемка показала, что пики обилия мидии на вехах находились на горизонтах 0,25; 2,5 – 3,5; 6 и 8 м. Анализ размерного состава митилид на одной из вех (экспозиция – 3 года, регистрация в октябре) показал, что условия роста улучшались с глубиной, если судить по максимальным размерам моллюсков.

Глубина, м	0,25	2,0	2,5	5,5	10,0
Субстрат	Дерево	Дерево	Пено-пласт	Цепь	Цепь
Размер мидии, мм					
модальный	10–15	10–15	15–20	10–15	5–10, 35–40
максимальный	50	65	80	80	75
Размер митилястера, мм	5–10	7–15	10–20	–	7–15

Волнение обрывает наиболее крупных мидий, причем в большей мере у поверхности моря. На всех горизонтах среди мидий встречался митилястер, впрочем, не составлявший более 5 % общего числа митилид.

Детализация исследований привела к заключению, что изменение размерного состава мидии с глубиной гораздо сильнее выражено у открытого берега, чем в бухте (Валовая, Казанкова, 1979). Средние размеры мидии на сваях (без учета особей менее 10 мм длиной) достоверно различались на глубинах 0,1–2 и 3 м у открытого берега, тогда



Р и с. 62. Изменение среднего размера мидий на скалах с галькой (а) и песком (б) у основания

В бухте размерное распределение мидий в пределах 0–4 м различается гораздо меньше. Наиболее сильные штормы приурочены к зимнему периоду. Размножение мидий также резко неравномерное в течение года. С учетом этого легко понять, что описанные выше явления приводят к существенному изменению в размерном составе мидий по сезонам на глубинах, где сказывается действие гидродинамики.

Таким образом, если при слабой гидродинамической активности (в закрытых бухтах) и при наличии подходящих субстратов всю поверхностную зону 0–10 м (с меньшей вероятностью – 0–25 м) можно считать оптимальной для существования скаловой мидии, то усиление гидродинамической активности сдвигает верхнюю границу оптимальной зоны на глубину 2–3 м или более.

Это общее правило может нарушаться в специфических местообитаниях, вплоть до обратного эффекта гидродинамической активности на распределение молоди. Это установлено (Валовая, 1981) при анализе распределения митилид на однотипных вертикальных скалах, сложенных из пород вулканического происхождения и расположенных на небольшом расстоянии одна от другой, но с разным характером дна у подножья. Первая скала имела у подножья песчаное дно, вторая — ка-

как в бухте менялись незначительно (рис. 61). При регистрации в августе — ноябре общая численность мидий существенно снижалась с глубиной в обоих местообитаниях. В бухте это происходило за счет всех размерных групп, у открытого берега — за счет сеголеток, поскольку численность особей крупнее 50 мм с глубиной возрастала.

Эти различия авторы объясняют более сильным действием прибой и волнения у открытых берегов. При штормах обрыв моллюсков тем значительнее, чем они крупнее и ближе к поверхности. В результате у открытых берегов плотность крупных моллюсков с приближением к поверхности падает. Это увеличивает площадь свободного субстрата и больше молоди оседает на меньших глубинах.

менистое. Как и в предыдущих примерах, средний размер мидии достоверно возрастал с глубиной на первой скале (рис. 62). Можно видеть, что влияние гидродинамической активности на размеры мидий быстро убывает с глубиной и ниже 4–5 м не прослеживается.

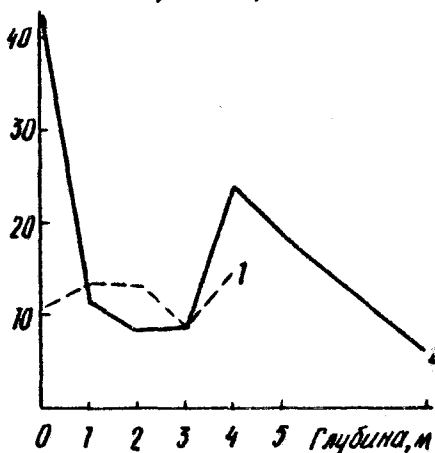
Неожиданными оказались результаты обследования второй скалы, где средние размеры мидии у поверхности были почти такими же, но четко и равномерно убывали к основанию. Единственно приемлемым является следующее объяснение: если на первой скале распределение мидий определяется их сопротивлением отрывающему действию волн, то на второй добавляется новый фактор — изменение по глубине вероятности гибели моллюсков от ударов камней, поднимающихся со дна при штормах. Элиминация мидий по данной причине обсуждалась и ранее (Bacescu et al., 1971), а соответствие между изменением размеров моллюсков с глубиной и ожидаемой частотой ударов камнями априорно очевидно.

Распределение численности мидии по глубине на первой скале было двувёршинным. Основной пик обилия находился у поверхности (рис. 63). Как и при анализе обрастания свай, это уместно объяснить преимущественным оседанием молоди у поверхности, где площадь свободного субстрата больше из-за обрыва крупных мидий волнами. Меньший пик найден на глубине 4 м.

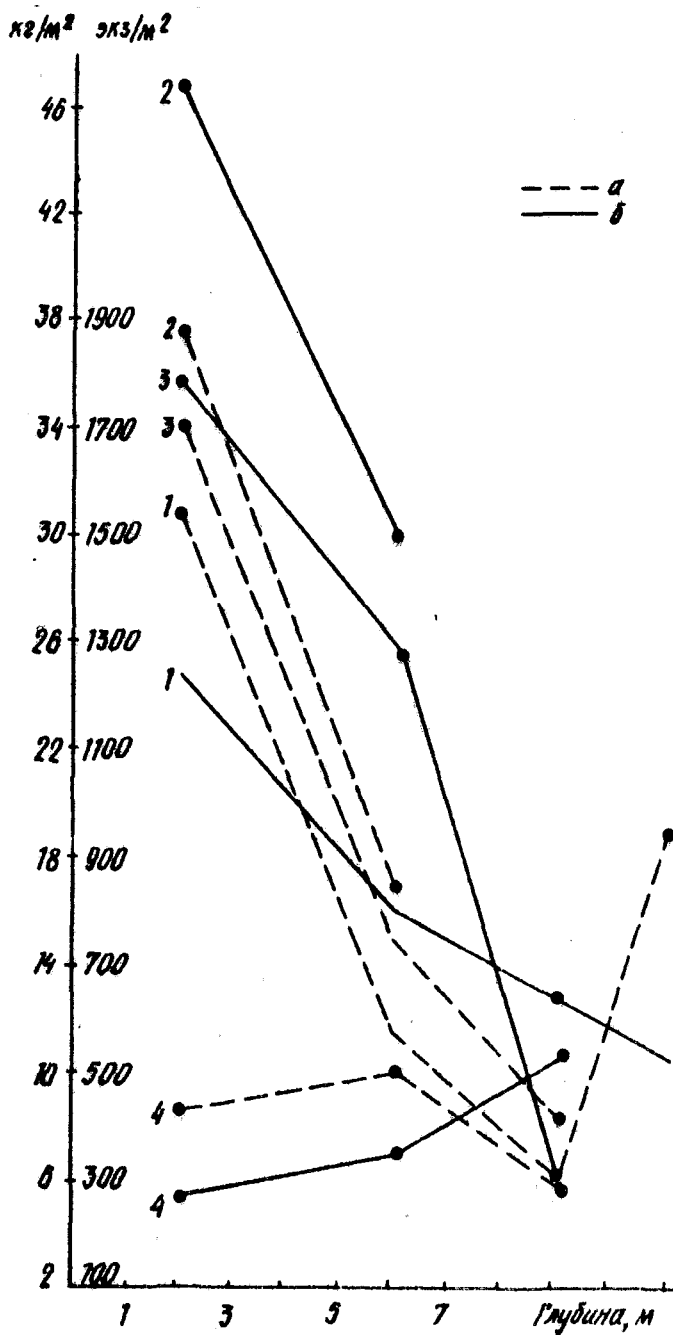
Характерно, что на второй скале количество мидий мало различалось по глубине, несколько повышаясь на 1–2 и 4 м. Это показывает, что спат скаловой мидии больше оседает и лучше выживает близ поверхности моря. Если субстрат относительно свободен, как на первой скале, то здесь возникает резкий пик численности сеголеток. При повышенной плотности крупной мидии у поверхности (вторая скала), молодь вынужденно занимает свободные площади субстрата на нижних горизонтах.

Следует упомянуть ожидаемую обратную зависимость между численностью и размерами мидии в предельно плотных однослойных поселениях (Заика, Валовая, 1985), но ход обоих показателей по глубине на сравниваемых скалах свидетельствует, что теоретический предел

ЧИСЛЕННОСТЬ, ТЫС. ЭКЗ/М²



Р и с. 63. Изменение численности мидий по глубине на прибрежных (1) и удаленных от берега (2) скалах



плотности здесь не достигался и ключевыми были рассмотренные выше факторы: занятость субстрата и тенденция личинок к оседанию у поверхности.

Обилие и размерный состав мидий на скалах связаны также с природой субстрата. Показано (Валовая, 1981), что на известковых скалах, в отличие от вулканических, на всех исследованных глубинах (0–10 м) мидия встречается в незначительном числе и размерами не более 20 мм. Обнаружено, что здесь прочность прикрепления моллюсков определяется не свойствами их биссусного аппарата, но малой устойчивостью к разрушению поверхностных слоев известняка. Гидродинамическое воздействие при сильном волнении оказывается достаточным для обрыва всех крупных моллюсков вместе с кусочками субстрата.

На скалах в районе Карадага наибольшая биомасса мидий отмечается обычно близ уреза воды. С глубиной численность и биомасса снижаются (рис. 64). На некоторых участках с увеличением глубины возрастает доля крупных мидий (рис. 65), так что у поверхности преобладают моллюски длиной 40–50 мм, на глубине 5 м – 60–70 мм. По-видимому, на этом участке более крупные мидии близ уреза воды срываются волнами. Встречались и участки, где численность и биомасса мало менялись с глубиной (рис. 64, линия 4). Эти вариации распределения объясняются различиями в характере прибойности.

Взрослый митилястер почти не встречается у Севастополя на сваях и бетонных сооружениях, заселенных мидией, составляя в среднем около 5 % численности митилид. На сваях в бухте митилястер найден в 50 % проб, у открытого берега – только в 7 % (Валовая, 1979). Это свидетельствует, что митилястер не вытесняется мидией, но плохо удерживается на гладкой поверхности свай.

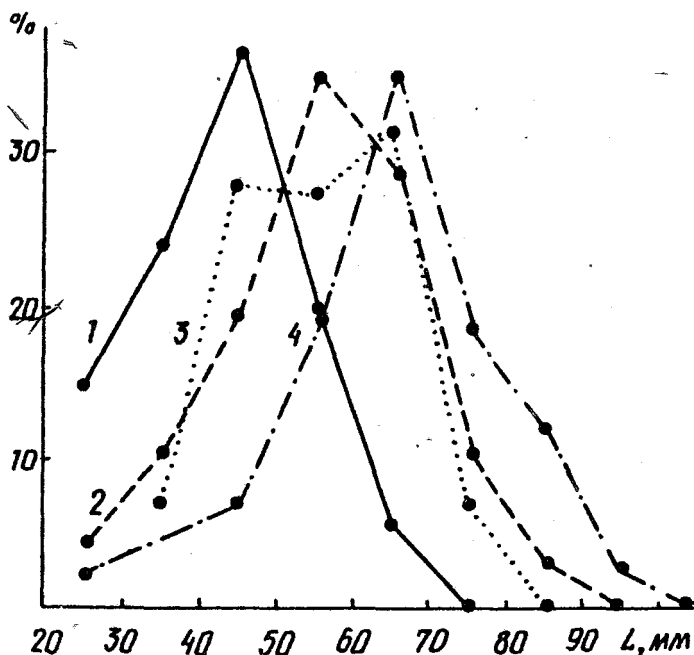
Многократно ссылаясь на влияние гидродинамических условий местообитания необходимо подтвердить расчетами соответствующие различия между мидией и митилястером. В обсуждаемых местообитаниях наиболее крупные особи имели размеры: мидии – 100 мм, митилястер – 20 мм. Эти два вида моллюсков отличаются и формой раковины. У митилястера килевой перегиб выражен резче, брюшная сторона более плоская, чем у мидии. Благодаря этому митилястер имеет возможность более плотно прилегать к субстрату. Различия в размере и форме раковины должны отражаться и на способности к сопротивлению воздействию волн. Сила удара волны описывается формулой

$$\bar{F}_b = C_x \frac{\rho}{2} V^2 S, \quad (12)$$

где C_x – коэффициент сопротивления тела; ρ – плотность воды

Р и с. 64. Изменение численности и биомассы мидий с глубиной на разных сторонах скалы Золотые ворота (Карадаг):

a – численность (экз/м²), b – биомасса (кг/м²); 1 – южная сторона, 2 – северная, 3 – западная, 4 – восточная



Р и с. 65. Размерный состав мидии на западной стороне скалы Золотые ворота на глубине 0 м (1), 2 м (2), 4 м (3), 9 м (4)

(const = 1,025); V — скорость набегающего потока; S — площадь сечения тела (максимальная).

Следовательно, сила удара пропорциональна площади сечения тела, так что одна и та же волна действует на мидию с большей силой, чем на митилястера. Волновой силе противодействует сила прикрепления моллюска. В некотором приближении можно считать, что эта сила приложена к площади, которой моллюск прилегает к субстрату, т.е. к брюшной стороне раковины. Результат действия этих двух сил будет зависеть от соотношения площади сечения раковины (максимальной) и площади прикрепления. По нашим подсчетам, для митилястера это отношение равно $2,0 \pm 0,3$, для мидии — $4,7 \pm 0,6$.

Таким образом, при действии волны на моллюсков одинакового размера вследствие различий в форме раковины к мидии будет приложена сила, стремящаяся оторвать моллюска от субстрата, в 2,4 раза большая, чем к митилястеру. В результате митилястеры имеют возможность удерживаться на более хрупких скалах, где мидии будут отрываться вместе с частицами субстрата. Таким субстратом и являются, по-видимому, известняковые скалы. На более прочных породах вулканического происхождения одинаково хорошо удерживаются и мидии, и митилястеры. Кроме этого, митилястеры, меньшие по размеру, чем мидии, имеют возможность прикрепляться и успешно расти в мел-

ких углублениях и неровностях известняковых скал, недоступных для более крупных мидий.

Выше речь шла о влиянии на размерный состав и численность мидий гидродинамической активности, первичных свойств субстрата, его занятости крупной мидией (через дифференциальное оседание молодежи). На эти факторы накладывается сложное действие взаимоотношений мидии (и митилиастера) с другими видами сообщества обрастания, особенно существенное на ранних стадиях сукцессии. На "свежих" искусственных субстратах появление бактериальной пленки, микроводорослей, проростков макрофитов и личинок любых животных меняет физико-химические свойства поверхности и вследствие этого условия оседания митилид. Поэтому начальное оседание и выживание митилид в определенной мере зависит от распределения по глубине ранее появившихся обрастателей, определяющих вторичные свойства субстрата.

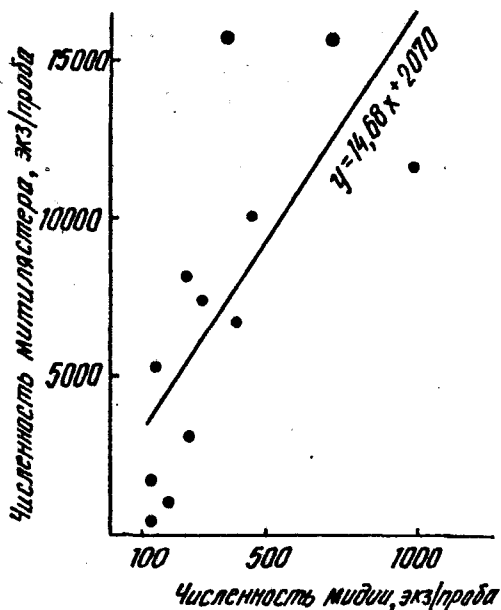
Так, обильное обрастание коллекторов проростками нитчатых водорослей на глубине около 7 м способствует оседанию здесь наибольшего числа спата (Иванов и др., 1989). Подобные факторы показывают, что календарные сроки помещения в море искусственных субстратов с учетом периода их пребывания в воде до ближайшего пика оседания спата мидии также немаловажны с точки зрения возможного преобразования первичного субстрата более ранними поселенцами, ухудшающими, или улучшающими условия оседания и выживания мидии.

Наконец, обрастание самих моллюсков со временем меняет условия их питания и удержания на субстрате, что также отражается на результирующем размерном распределении мидии по глубинам. Загрязнение морского дна выше определенного уровня — еще один фактор, вызывающий элиминацию мидий на придонной части гидротехнических сооружений (Миловидова, 1986).

8.3. МЕЖВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ МИТИЛИД

Сравнивая распределение митилиастера и мидии в Черном море, В.П.Воробьев (1949) высказал мнение, что митилиастер редко образует чистые поселения либо доминирует в сообществах из-за подавления мидией. Анализ материалов по особенностям оседания и выживания обоих видов на разных субстратах показывает, что различия в распределении их по разнотипным местообитаниям находят объяснение прежде всего в характере удержания под действием волн. Прямых свидетельств вытеснения не получено.

Мало того, под покровом крупных мидий митилиастер находит благоприятные условия противостояния гидродинамическому воздействию. Напомним, что значительная часть молодежи среди друз мидий на скалах относится к митилиастеру. Взрослый митилиастер, вероятно,



Р и с. 66. Соотношение численности мидии и митилястера в смешанных поселениях на скалах

испытывает определенное угнетение в плотных поселениях мидии, о чем свидетельствует его низкая встречаемость. Но если судить по общему количеству моллюсков, то за счет молодежи выявляется сильная положительная связь ($r = 0,71$) численности мидии и митилястера. По тем же выборкам сопоставили плотность поселений митилястера и сеголеток мидии (рис. 66). Эти материалы свидетельствуют не только об отсутствии антагонизма между сеголетками двух видов, но даже о явном позитивном влиянии мидии на оседание и начальное выживание митилястера. В описанном случае сеголетки мидии были преимущественно длиной 1–2 см (возраст 3–4 месяца). Несомненно, что характер корреляции объясняется увеличением общей площади предпочитаемого митилястером субстрата (биссуса мидии) при возрастании численности сеголеток мидии.

Проведен анализ снижения численности моллюсков с возрастом (выраженным в процентах от максимального для 5-летних митилястеров) в расчете на 1 тыс. сеголеток. С определенными оговорками соответствующие графики можно использовать в качестве кривых выживания (Branch, 1975). Сравнение последних для митилястера на скалах, в чистых и смешанных поселениях показало некоторое снижение выживания в присутствии мидий, во всяком случае в первые 2–3 года жизни. Быстро увеличивающиеся в размерах мидии, оплетая биссу-

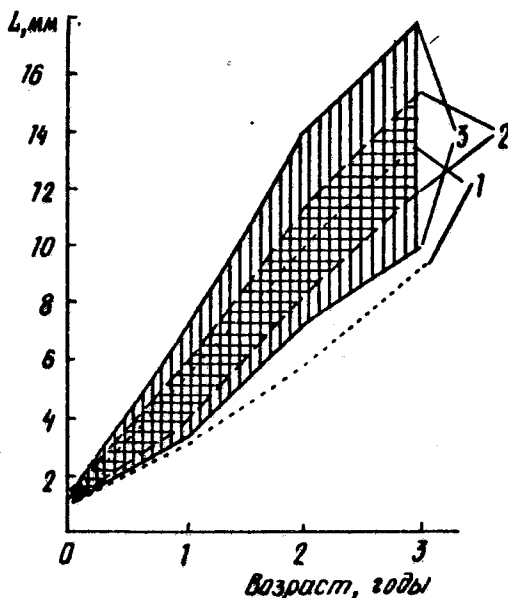
сом митилястеров и сдавливая их в процессе уменьшения свободного пространства между моллюсками, препятствуют раскрытию створок и переползанию на более подходящее место. Такое явление отмечено для *M. californianus* по отношению к *Medulis* в смешанных поселениях этих видов (Harger, 1972, а, б).

Хотя выживаемость митилястера ниже в смешанных с мидией поселениях, темп их индивидуального роста в этих условиях несколько повышается (рис. 67). Чистые поселения митилястера исследовали на известняковых, смешанные — на базальтовых скалах.

Анализ кривых выживания скаловой мидии в чистых и смешанных поселениях выявил влияние характера субстрата и других факторов, но при этом не обнаружилось влияние митилястера.

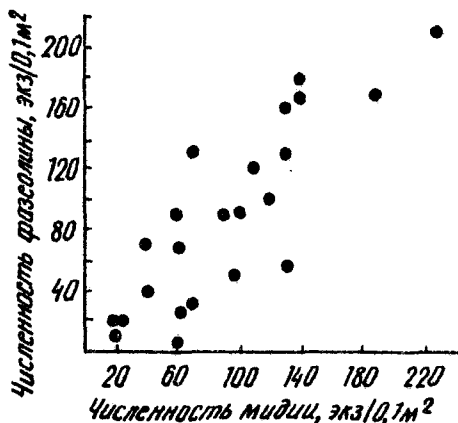
Насколько можно судить по изложенным материалам, в распределении мидии и митилястера более важную роль играет их адаптация к различающимся местообитаниям, нежели прямая конкуренция за субстрат и пищевые ресурсы. Крупная мидия не удерживается на известняковых скалах, митилястер не заселяет гладкие поверхности. Мидия, по-видимому, индифферентна к присутствию митилястера. Он же предпочтительно оседает на талломы макрофитов и биссус мидий. Поэтому поселения мидии — благоприятный инкубатор молоди митилястера, но создать ему плотные поселения взрослых особей в благоприятных для мидии и заселенных ею местообитаниях не удастся. Только в этих случаях проявляется прямое угнетение митилястера (крупного) мидией.

Относительно взаимоотношений других пар видов митилид также можно утверждать, что основные различия в пространственном распределении определяются не вытеснением, но дифференциацией видовых требований к местообитаниям. Иловая мидия в зоне наибольшего развития образует плотные поселения, аналогичные сплошному покрову в поселениях скаловой мидии. Однако следует оговориться, что если



Р и с. 67. Рост митилястера в связи с присутствием мидии:

1 — предельные кривые роста в чистых поселениях на известняках, 2 — совместные с мидией поселения на вулканических породах, 3 — там же при высокой плотности мидии



Р и с. 68. Связь между численностью мидий и фазеолины у мыса Калшакр (глубина 60 м)

на заиленном ракушечнике на глубинах 15–40 м. Модiola нередко объединяется с мидией в друзья. Анализ показал отсутствие коррелятивной связи между биомассой обоих видов в пробах. Отдельно обработана выборка проб, в которых биомасса мидии наиболее высока (более $2,5 \text{ кг/м}^2$). Поэтому можно было ожидать тенденцию угнетения модиолы мидией. Однако и в этом случае связь отсутствовала; биомасса модиолы колебалась в пределах $80\text{--}450 \text{ г/м}^2$. На илах модиола встречается в пятнах мидии единично. Вероятно, она хуже переносит заиление грунта. Как правило, самостоятельных агрегаций модиола не образует. Даже на станции с наибольшим количеством модиолы — 724 экз/м^2 , 1290 г/м^2 , мидий было также довольно много — 180 экз/м^2 , 1000 г/м^2 . Помещенные в экспериментальные аквариумы, мидии и модиолы сползаются, образуя совместные агрегации. При этом отмечено, что мидии более подвижны. Это также свидетельствует об отсутствии у обсуждаемых видов антагонистических реакций друг на друга.

Вопрос о взаимовлиянии мидии и фазеолы обсуждается издавна. А.А.Остроумов (1891) заселение фазеолой черноморских глубин свыше 50 м связывал с холодноводностью вида. Дополнительно указывалось на отсутствие конкуренции со стороны других животных бентоса. В.Л.Паули (1927) придал конкуренции ведущую роль, считая фазеолу вытесненной на свободные пространства больших глубин.

Наблюдения из подводных аппаратов на глубинах, где преобладает фазеолина, но еще встречается мидия, показали, что одиночные мидии и их друзья размещаются как между пятнами фазеолы, так и внутри. На несколько меньших глубинах, где доминирование переходит к иловой мидии, а именно в дночерпательных сборах с 60 м, фазе-

биомасса скаловой мидии достигает величины более 10 кг/м^2 , то на рыхлых грунтах биомасса иловой мидии в настоящее время редко превышает $1\text{--}2 \text{ кг/м}^2$. С дальнейшим увеличением глубины поселения мидии и других моллюсков разрежаются и прямая конкуренция за субстрат становится все менее вероятной. В связи с изложенным ограничимся обсуждением данных только по зонам совместного обитания пар видов.

Мидия и модиола адриатическая встречаются вместе

олина встречалась преимущественно среди мидий. Установлена прямая зависимость численности фазеолины от мидии (рис. 68).

В экспериментах с молодью мидии, модиолы и фазеолины особи распределяли на равном расстоянии друг от друга. Через несколько часов 50 % моллюсков образовали дружки, в которые входили все три вида. Среди оставшихся одиночных моллюсков $\frac{2}{3}$ составляла молодь фазеолины. Эти данные показывают, что митилиды рыхлых грунтов имеют тенденцию объединяться в агрегации. При этом три обсуждаемых вида не проявляют антагонизма. Наконец, подвижность моллюсков снижается в ряду мидия — модиола — фазеолина.

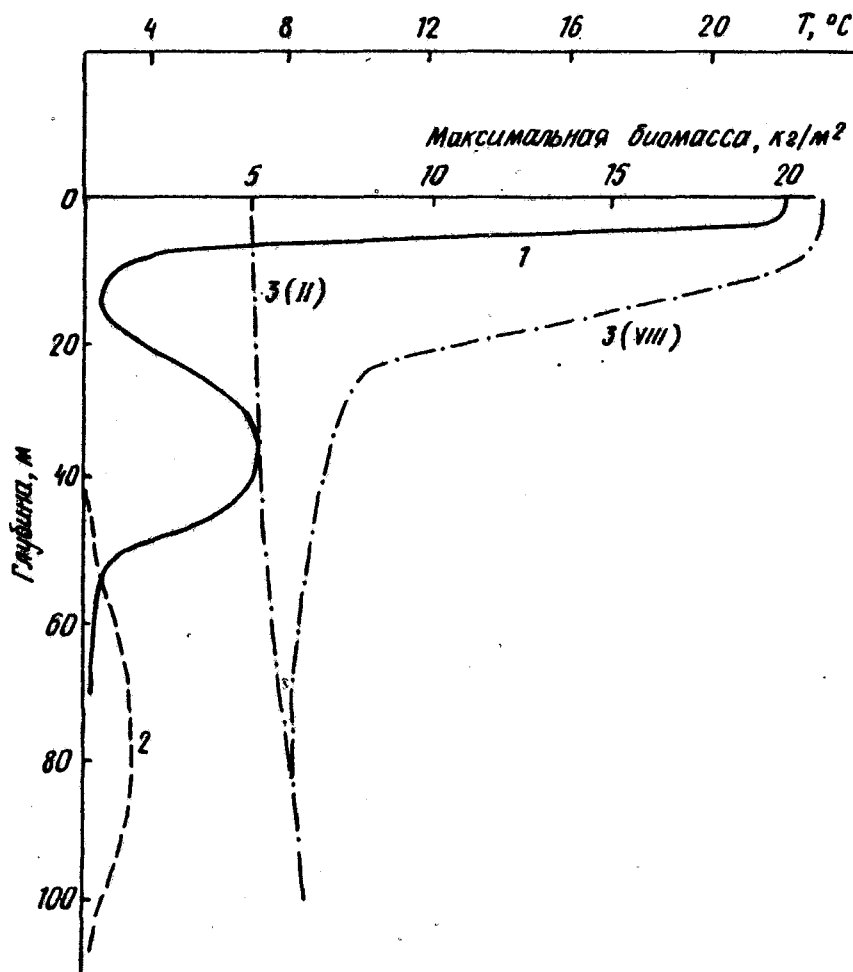
Таким образом, ни поведенческая реакция моллюсков в кратковременных опытах, ни данные по соотношению количества видов в зонах сосуществования не подтверждают гипотез, объясняющих различия распределения митилид межвидовой конкуренцией. Наоборот, отмечается четкое положительное взаимовлияние численности совместно обитающих митилид. Это объясняется как предпочтительным оседанием молодежи на створки и биссус моллюсков (без различия видов), так и тенденцией к образованию агрегаций более старших моллюсков при их обитании на илистых грунтах.

8.4. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

При анализе экологии вида в пределах современного ареала обобщенным показателем отношения к температурному режиму служит распределение животных по местообитаниям. Учитывая не только встречаемость, но и структуру поселений, можно оценить, в каких температурных условиях данный вид способен полностью проходить жизненный цикл. При этом наиболее важно определить температурные границы размножения. Для таких долгоживущих и плодовитых животных, как митилиды, достаточно кратковременного периода размножения, чтобы обеспечить воспроизводство популяции в местообитаниях с выраженными сезонными изменениями температуры. По этой причине вид, размножающийся только при высоких летних температурах, считается теплолюбивым, хотя холодную зиму он переносит не хуже всех других видов из данного бассейна.

Среди черноморских митилид наиболее теплолюбивым считается митилистер, за ним следует мидия. Модию характеризуют как относительно холодолюбивый вид, фазеолину — как холодолюбивый (Невесская, 1965). Эта ранжировка в целом согласуется с распределением митилид по глубинам в Черном море с учетом соответствующих режимов температуры.

Сопоставление пределов температурных колебаний по глубинам с распределением биомассы различных видов митилид в Черном море (рис. 69) показывает, что значительная доля общей численности фа-



Р и с. 69. Распределение мидии и фазеолины по глубинам с изменением температурного режима:

1 — максимальная биомасса мидии, 2 — фазеолины, 3 — температура в феврале (II) и августе (VIII)

зеолины обитает при постоянно низкой температуре. Годовые изменения температуры на шельфе Черного моря прослеживаются до глубины 75 м, тогда как основные поселения фазеолины находятся ниже этой границы. Планктонные личинки фазеолины, как правило, летом держатся ниже сезонного термоклина.

Поселения иловой мидии с наибольшей биомассой и другими признаками "процветания" этой формы (Киселева, 1981) обитают на глубинах, где температура летом поднимается до 11–13 °C, но размножаю-

шие поселения располагаются и на глубине 50 м, где температура колеблется по сезонам в пределах 7–9 °С. При таком режиме моллюска адриатическая в Черном море, по-видимому, уже испытывает угнетение. Что же касается особенностей распределения митилид на глубине менее 25–30 м, то они объясняются не температурным режимом, но влиянием других факторов.

Разные этапы жизненного цикла и отдельные физиологические процессы могут различаться как по широте толерантной температурной зоны, так и по оптимальным значениям температуры. Судя по встречаемости планктонных личинок и осевшей молодежи мидий, эти стадии наиболее эвритермны. Но реакция ранних этапов онтогенеза на температуру других черноморских митилид остается почти не исследованной. Можно лишь предполагать по аналогии с мидией, что расселительные стадии более (во всяком случае — не менее) эврибионтны, чем половозрелые моллюски каждого из видов.

Зависимость разных этапов жизненного цикла и отдельных процессов от температуры относительно полно исследована лишь для мидии. Выявлена ключевая роль размножения в температурном лимитировании развития популяции.

Круглогодичная встречаемость личинок мидии в черноморском планктоне явилась основанием для заключения (Воробьев, 1938), что они могут развиваться в диапазоне температур 4–23 °С. Это свидетельствует об их выживании в приповерхностном планктоне как при летних, так и зимних температурных условиях. Более поздние данные показали, что температурные границы существования *M. galloprovincialis* определяются не выживанием личинок, а температурным лимитированием гаметогенеза и вымета гамет.

Предельная длительность пребывания в планктоне личинок черноморской мидии остается неизвестной. Данные разных авторов по *Mytilus* из других бассейнов свидетельствуют, что личинки видов этого рода живут в планктоне от 1,5 до 4 недель и более в зависимости от температуры и других условий (Thorson, 1946; Матвеева, 1948; Касьянов и др., 1983; Fild, 1922). Это означает, что наличие планктонных личинок при существующей температуре еще не характеризует температурные условия гаметогенеза и нереста в конкретном местообитании родительских особей. Для *M. edulis* в пределах всего ареала, по данным многих авторов, нижней границей размножения указываются температуры 4–5 °С, верхней — 23–24 °С (Касьянов и др., 1983). Для популяций из разных регионов, скорее всего, характерны более узкие пределы температуры, при которой наблюдается нерест.

Температурные границы размножения *M. galloprovincialis* из Средиземного моря наиболее четко установлены по результатам экспериментального исследования при постоянных температурах в пределах 4–19 °С (Lubet et al., 1986). При 4 °С наблюдалась гибель моллюсков, при 19 °С — резорбция ооцитов. При 7 °С отмечен один нерест в июне,

при 10 и 14 °С — три нереста — в феврале, апреле и основной — в конце мая.

Эти данные показывают, что гаметогенез и нерест средиземноморской мидии происходят при температурах приблизительно от 7 до 18 °С. Увеличение температуры в этих пределах приводит к ускорению гаметогенеза, чем и объясняется рост числа нерестов, минимальный перерыв между которыми составляет около 1,5 месяцев.

Описанные опыты при постоянных температурах позволили выявить потенциальные возможности мидии. Характер естественного сезонного хода температур в море определяет реализацию гаметогенеза в условиях конкретного года. Первый нерест, например, может теоретически наблюдаться в интервале от февраля до июня, на что помимо температуры влияет и обеспеченность мидий пищей.

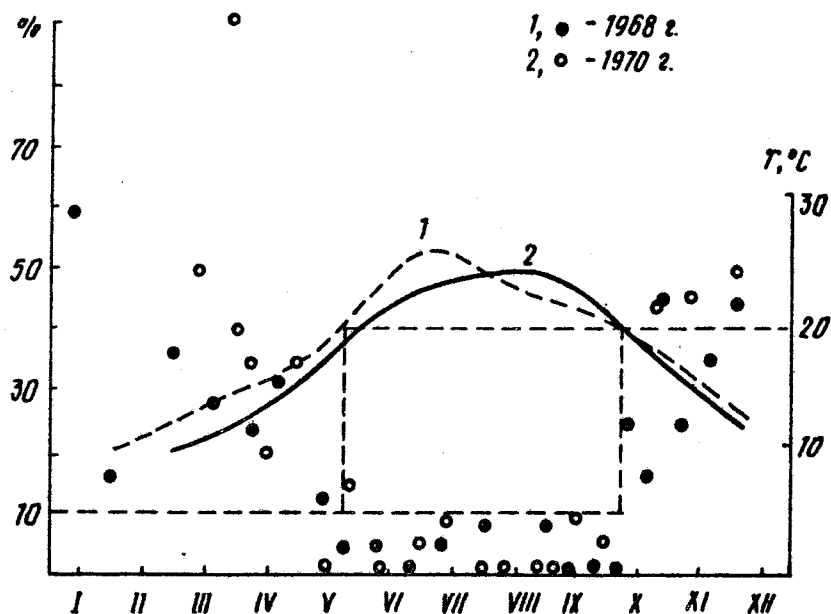
Приведенные экспериментальные материалы по размножению средиземноморской мидии согласуются и с заключениями разных авторов о температурной обусловленности гаметогенеза и нереста мидии в Черном море по результатам полевых исследований.

Первый массовый нерест скаловой мидии связывают с прогреванием воды у поверхности моря до 8 °С (Никитин, 1934; Воробьев, 1938; Киселева, 1972). Его считают ранним, если он наблюдается в марте (Остроумова и др., 1986; Романова, 1990б). Но в Керченском проливе при отсутствии ледостава размножение скаловой мидии начинается уже в январе—феврале, так что второй пик нереста приходится на апрель—май (Золотницкий, Штыркина, 1983). При холодной весне первый нерест может сдвигаться даже на июль (Пиркова, 1986) и происходит, естественно, при более высокой температуре.

Первый пик вымета гамет у иловой мидии Г.А.Киселева (1972) обнаружила в мае—июне, когда на глубине ее обитания (40–50 м) температура поднялась до 8 °С. Летний гаметогенез иловой мидии происходит при температуре 16–18 °С около двух месяцев. Затем следует второй массовый нерест, а размножение отдельных особей длится до периода, когда на глубине 40–50 м температура становится ниже 8 °С. На основании полевых данных для *M. galloprovincialis* из северной части Адриатического моря критической температурой гаметогенеза считают 6–8 °С (Hrs-Brenko, 1971). Указывалось, что в опытах нерест происходит при 7 °С (Lubet et al., 1986).

В Черном море у скаловой мидии летний перерыв в размножении гораздо длительней, чем у иловой. Второй нерест наступает при температуре поверхностной воды 15–18,5 °С. У большинства особей *M. galloprovincialis* из Венецианской лагуны стадия покоя приходится на июль—август, образование гамет начинается при температуре менее 20 °С (Da Ros et al., 1985).

Сравнение летнего перерыва в размножении иловой и скаловой мидий показывает, что у второй формы длительность этого периода



Р и с. 70. Сезонные изменения температуры и созревания гонад *M. galloprovincialis* в Адриатическом море:

1, 2 — температура в 1968 и 1970 гг., черные и светлые точки — соответствующие изменения доли особей со зрелыми гонадами (по Hrs-Brenko, 1971)

обусловлена не временем созревания гонад, но угнетающим воздействием температуры выше 18–20 °С. Напомним, что в опытах при 19° у *M. galloprovincialis* наблюдалась резорбция ооцитов.

Таким образом, верхним температурным пределом для развития гамет *M. galloprovincialis* можно считать 18 °С, а не 23 °, как полагал В.П.Воробьев (1938).

К аналогичному выводу приводит анализ данных по сезонному циклу гонад у *M. galloprovincialis* из Адриатического моря (Hrs-Brenko, 1971). На рис. 70 показано, как изменяется по месяцам процент особей со зрелыми гонадами (стадия III, в). Видно, что при температуре выше 20 °С доля зрелых особей не бывает выше 10 %. Известно, что и *M. edulis* не размножается при высокой температуре.

Митилястер размножается в Черном море с мая по август при температуре поверхностной воды 18–22 °С. По имеющимся данным, гаметогенез и нерест этого вида не угнетается при наибольшем прогреве воды в Черном море. В мелководном Азовском море максимум размножения митилястера приходится на июнь, а начинается нерест в марте (Воробьев, 1949). В Каспийском море митилястер приступает к вымету гамет при достижении температуры 10 °С (Зевина, 1972).

Фазеолина, обитая при постоянно низкой температуре в Черном море, в течение всего года обнаруживает в популяциях высокую долю особей (среди половозрелых моллюсков), близких к размножению, судя по состоянию гонад.

Исследования методом осветления воды от взвеси показали, что у скаловой мидии скорость фильтрации растет при температуре от 0 до 14 °C, образует плато на графике в области 14–18 °C, сильно снижается при 22 ° (Монин и др., 1982; Крук, 1986). Аналогичные результаты получены и другими исследователями (Финенко, 1990). Выявляются различия в реакции на температуру у моллюсков разных размеров: максимальная скорость фильтрации у мидий длиной 10–30 мм наблюдалась при 16 °, у крупных – при 20 ° (Монин и др., 1982).

В многочисленных кратковременных опытах по потреблению мидиями кислорода выявляется рост интенсивности дыхания с повышением температуры (Финенко и др., 1990), но при сравнении дыхания в разные сезоны на температурную зависимость накладывается влияние физиологического состояния, связанное прежде всего с фазами размножения или покоя гонад (Романова, 1990б; Слатина, 1986).

Повышенные траты энергии на размножение весной сопровождаются некоторым замедлением роста; осенью при сходных температурах скорость роста выше, чем весной. Летние температуры 17–22 °C заметно угнетают рост черноморских мидий (Аболмасова, 1990). В Средиземном море оптимальные температуры для роста мидии лежат в диапазоне 15–20 ° при температуре ниже 10 ° и выше 25 ° отмечено его угнетение (Hrs-Brenko, Calabrese, 1969).

Таким образом, температура 18–20 °C является для черноморской мидии верхней границей оптимальной зоны не только по отношению к гаметогенезу, но и для других процессов. Большинство приведенных данных получено при исследованиях скаловой мидии, обитающей на малых, наиболее прогреваемых летом, глубинах. Иловая мидия не испытывает угнетающего действия высоких температур, которые не наблюдаются в соответствующих местообитаниях. Но у нее длительнее зимний перерыв в размножении, связанный с нижней температурной границей гаметогенеза.

8.5. ОБЩИЙ АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МИТИЛИД В ЧЕРНОМ МОРЕ

Считаем нужным еще раз бегло обсудить основные моменты крупномасштабного распределения митилид в Черном море с учетом всех приведенных в работе аутоэкологических данных, со ссылкой на руководящие факторы и особенности реакции на них видов.

Разделив экологические факторы на две большие группы – биотическую и абиотическую, можно констатировать ведущую роль послед-

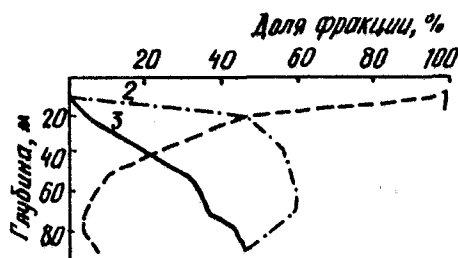
ней в распределении митилид по зонам глубин. Межвидовая конкуренция между митилидами, их биоценотические связи, в частности трофическая зависимость от "поставщиков" водорослевой, детритной, животной пищи, не определяют границы обитания каждого из видов. Это касается как современных границ, так и их изменений в ходе последнего в геологической истории заселения бассейна морской фауны.

Первая, наиболее очевидная и общая граница определяется сероводородным заражением вод на больших глубинах Черного моря. Вторая важная граница устанавливается температурным режимом: в нижней части аэробной зоны моря при постоянно низкой температуре из митилид обитает только фазеолина.

Уже одно это обстоятельство позволяет охарактеризовать фазеолину как наиболее холодолюбивый вид черноморских митилид, способный проходить весь жизненный цикл при температуре, не превышающей 8 °C и адаптированный именно к такому режиму. Возможность широкого освоения фазеолиной нижней части аэробной бентали Черного моря обеспечивалась способностью этого вида удерживаться на поверхности жидких илов, а также выносливостью к постоянно пониженному содержанию кислорода в воде. С этим явлением фазеолина сталкивается там, где редокс-зона пелагиали стыкуется с бенталью, т.е. с приближением к зараженной зоне.

Труднее охарактеризовать причины, определяющие верхнюю границу сообществ фазеолины. В других бассейнах, помимо Черного моря, этот вид обитает при температурном режиме, отражающем его адаптированность к летнему прогреву воды. В опытах взрослая черноморская фазеолина способна круглый год жить в проточной приповерхностной воде (Паули, 1927). Данные о взаимовлиянии митилид (см. разд. 8.3) свидетельствуют, что мидия не препятствует существованию фазеолины. Это доказывается и наличием довольно широкой переходной зоны между поясными сообществами иловой мидии и фазеолины, где оба вида сосуществуют. По-видимому, фазеолина реагирует на какие-то абиотические факторы, меняющиеся как раз в переходной зоне. Можно отметить, что на глубине около 50 м в Черном море происходит смена алевроитовых осадков глинистыми пелитовыми илами, что сопровождается изменением коэффициента агрегативности осадков (Бабинiec и др., 1981).

Деление бентали на пояса и горизонты с физико-географическим подходом произвел Ю.М.Петухов (1986а, б) на примере Ялтинского залива. Изменение соотношения гранулометрических фракций с глубиной показано на рис. 71. Нижняя граница алевроитового подтипа грунта с долей ведущей фракции 70 % и коэффициентом отсортированности осадков 4,6–5,6 проходит на глубине 45–50 м. Ниже располагаются горизонты с высокой долей пелитовой фракции. Но механизм возможного влияния этих и других подобных изменений абиотической среды на выживание фазеолины остается неясным, как и причины отсутствия



Р и с. 71. Соотношение гранулометрических фракций осадка на разных глубинах в Ялтинском заливе: 1 — песок, 2 — алевриты, 3 — пелиты

этого вида в зонах образования железомарганцевых конкреций. Пока не удастся объяснить и массовое развитие фазеолины в Средиземном море в третичную эпоху (Паули, 1927).

Верхняя граница сообществ фазеолины одновременно является нижней границей сообществ мидии. В отношении мидии эту границу можно

уверенно связать с тем, что при температурном режиме, характерном для больших глубин, этот вид не может размножаться. Поэтому поселения мидии появляются на глубинах, где летнее повышение температуры по абсолютной величине и по продолжительности достаточно для прохождения гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Считая в этом отношении температурный фактор ведущим, не следует упускать из виду, что мидия не может существовать на жидких водонасыщенных илах, распределение которых не только влияет на конфигурацию нижней границы обитания вида, но определяет пятнистую форму поселений на меньших глубинах.

Показательны результаты наблюдений из подводных аппаратов (Петров и др., 1986). В Каркинитском заливе поселения иловой мидии располагаются полосой вдоль берега на глубинах 18–22 м. Глубже мидия обитает лишь на положительных, менее заиленных формах рельефа. В пониженных и на илистых равнинах, с большим содержанием на поверхности грунта водонасыщенных илов, этот вид отсутствует.

Судя по распределению, мидиола адриатическая более терпима к заилению. Факторы, лимитирующие ее распространение по глубине, не исследованы.

С уменьшением глубины мидия регистрируется все чаще на крупнозернистых осадках, которых становится больше. Но на глубинах менее 20 м рыхлые грунты становятся подвижными из-за действия штормов. Мидия не способна противостоять засыпанию песком. Этим определяется верхняя граница распространения поселений иловой мидии, выше которой она встречается единично. На подвижных песках обитают другие двусторчатые моллюски, имеющие те или иные адаптации к выживанию в данных условиях.

Следует отметить, что в затишных участках, где отсутствует угроза засыпания песком, иловая мидия обитает и на малых глубинах. Например, на Одесской банке она образует поселения на 8–10 м. На скалистых субстратах мидия живет, как уже упоминалось, от уреза воды до нижнего предела встречаемости таких субстратов.

Нижняя граница поселений митилистера определяется, по-видимому, как распространением подходящих субстратов, так и температур-

ным режимом. По имеющимся данным, этот вид размножается в Черном море только при высоких летних температурах, достигаемых на малых глубинах.

Местообитания с оптимальными для каждого из видов условиями занимают меньшую площадь, чем области существования постоянных поселений. Для поясных сообществ мидии и фазеолины это показала М.И. Киселева (1981), выделившая центральную и краевые зоны поясных сообществ. Именно центральная зона глубин наиболее благоприятна для каждого из видов, что доказывается данными по плотности поселений, структуре популяций, скорости роста.

Эти материалы хорошо дополняются и сведениями о максимальной продолжительности жизни мидии в разных местообитаниях (Шурова, 1986). В центральном районе северо-западной части Черного моря на глубинах более 20 м встречаются мидии в возрасте до 20 лет, на меньших глубинах — не старше 11–12 лет. В Каркинитском заливе на глубине 20 м обнаружены моллюски в возрасте 21 года. Но продолжительность жизни на малых глубинах не всегда низка. Наиболее старые мидии (до 28 лет) найдены в Джарылгачском заливе на глубине всего 6 м.

В обсуждаемых исследованиях остается неясным, какие именно факторы делают те или иные глубины наиболее благоприятными для обитания вида. Лишь в отношении максимальной продолжительности жизни обнаружена определенная количественная зависимость от солености воды (Шурова, 1986), выраженная уравнением

$$T_m = 0,03 e^{0,37 S}, \quad (13)$$

где T_m — максимальная продолжительность жизни, годы; S — соленость воды, ‰.

Локальные различия в условиях питания также оказывают несомненное, хотя и малоизученное в количественном отношении, воздействие на индивидуальные и популяционные показатели митилид.

Можно заключить, что в определении общих границ обитания черноморских митилид ключевыми оказываются разные факторы, а не только их количественное выражение, в том числе для нижней и верхней границ распространения одного вида.

В целом распределение митилид связано с аутоэкологическими реакциями. Соответствующие материалы отражают существенные видовые различия по комплексу требований черноморских митилид к среде. Лишь в зонах смешанных поселений условия оказываются подходящими одновременно для двух их видов. Изменение условий или их пространственно-временные флуктуации вызывают сдвиг границ между смежными сообществами митилид. Но термины, заимствованные из теории конкуренции (вытеснение, захват пространства и т.п.), не должны применяться в таких случаях. Смена видов митилид, как правило, происходила в геологическое время и происходит в экологических масштабах времени не в результате прямых межвидовых отношений митилид, а из-за изменения условий среды.

9.1. ДОМИНИРОВАНИЕ

При рассмотрении митилид как компонента донных сообществ прежде всего обращает внимание их доминирование. Оно оценивается по биомассе либо по индексу плотности, рассчитываемому как $\sqrt{b} \cdot p$, где b — биомасса в г/м², p — встречаемость в %. Доминирование митилид проявляется во всех характерных для них местообитаниях, в целом занимающих обширные пространства черноморской бентали.

Издавна интуитивно считали, что доминирование отражает важную биоценотическую роль вида в системе. На принципе доминирования основано выделение сообществ бентоса ("петерсеновых сообществ", "биоценозов"), картирование и определение их пространственных границ.

Не вдаваясь в обширную, более позднюю литературу по биоценологии, отметим следующие обстоятельства. Обычно выяснение биоценологического статуса вида начинают с определения его положения в пищевых сетях сообщества. Далее проводят количественное исследование потоков, ведущих к виду и от него. Но для митилид — крупных фильтраторов, выяснение их экологической роли в указанном плане должно сопровождаться включением в рассматриваемую систему процесса седиментации взвеси, бентосоядных рыб. Роль митилид в сообществе беспозвоночных животных бентали, т.е. зообентоса в узком смысле слова, должна оцениваться по другим показателям.

Критические высказывания по поводу показателей доминирования можно объединить в три группы. Ввиду пятнистого распределения бентоса выделение границ сообществ сопряжено с произвольным отнесением к тому или иному типу сообществ отдельных станций, на которых доминирующим оказывается иной вид, чем на окружающих станциях. Это особенно характерно для переходных зон и для мозаичных местообитаний верхней сублиторали Черного моря. Впрочем, применение методов многомерной статистики на материалах по бентосу разных морей показало, что в целом принцип доминирования дает надежную основу для выделения однородных совокупностей гидробионтов.

Другая группа замечаний основана на том, что интенсивность физиологических процессов больше у мелких организмов. Поэтому пре-

обладание вида по биомассе не обязательно означает его ведущую роль в передаче вещества и энергии. Однако при резком доминировании по биомассе, как у черноморских митилид, их фактический вклад, например, в гетеротрофную продукцию бентоса оказывается ключевым.

Наконец, трофологическое направление в изучении морского бентоса позволяет выделять и прогнозировать крупномасштабные зоны бентали по преобладающему типу питания макробентоса. Этот подход также сопровождался некоторым забвением принципа доминирующих видов. Но при сочетании крупномасштабного экологического членения бентоса с изучением его структуры в меньших масштабах ценность учета руководящих форм достаточно ясна.

Здесь рассматриваются некоторые стороны влияния митилид как на сообщества бентоса, в составе которых они выступают в роли руководящих видов, так и на экосистему, включающую придонные слои воды. Это влияние наиболее ярко проявляется при массовом развитии того или иного вида митилид, т.е. в условиях доминирования.

Доминирование также позволяет наиболее доступным способом очерчивать пространственные границы сообществ, контролировать смещение границ, смену доминирования, т.е. смену сообществ. Это особенно важно в условиях значительных антропогенных сдвигов. Поэтому описание роли митилид в сообществах и экосистемах целесообразно начать именно с обсуждения данных по доминированию.

Биоэкологическое описание бентоса рыхлых грунтов Черного моря с детализированным анализом доминирования иловой мидии и фазеолины в краевых и центральных зонах соответствующих поясных сообществ дала М.И.Киселева (1981).

Доля руководящего вида в общей биомассе бентоса во всех типах поясных сообществ заметно меняется от основной зоны к верхней и нижней границам. В сообществе мидии на руководящий вид в основной зоне приходится 93 %, у границ — 59 и 80. Сходные отношения установлены для сообщества фазеолины: в основной зоне ее доля составляет 94 %, в краевых — 50 и 74 %.

Следует отметить, что почти во всех сообществах рыхлых грунтов Черного моря сестонофаги являются пищевой группировкой, доминирующей по биомассе. Это еще раз убеждает, что разделение бентоса только по ведущему способу питания не обеспечивает задачи пространственного членения даже в масштабах всего Черного моря, не говоря уже о более детальном анализе.

Изменение доли руководящего вида в биомассе сообщества от основной зоны к границам связано с тем, что в центре наиболее велика численность и биомасса доминанта. Отсюда и ряд производных признаков: в основной зоне однообразнее трофическая структура, выше индекс плотности вида-доминанта, ниже индекс видового разнообразия сообщества.

Резких границ между сообществами на рыхлых грунтах не существует, фактически здесь наблюдается переходная зона. Так, снижение с глубиной количества мидии сопровождается нарастанием численности и биомассы фазеолины. Плавность такого перехода нарушается плотностью поселений. В этих условиях проведение границы между смежными сообществами на основе смены доминирования, оцениваемого даже по незначительному преобладанию индекса плотности мидии или фазеолины, является наиболее простым методом. В связи с известным несовершенством дночерпательных учетов бентоса и мозаичностью его распределения, проводимая по индексам плотности граница фактически приблизительно устанавливает центр переходной зоны. Но большего и невозможно требовать в отсутствии реальных резких границ. Точно такая же неопределенность возникает при выяснении нижней границы сообщества фазеолины, поскольку поселения половозрелых моллюсков с увеличением глубины редкуют и исчезают, но молодь встречается и далее, также убывая в числе.

Мидия доминирует в Ялтинском заливе в условиях наличия в грунте доли алевроитовой фракции не менее 55 %. На алевроито-пелитовом подтипе грунта доминирование переходит к фазеолине. При этом в переходной зоне смена доминирования определяется изменением численности мидии на фоне более стабильного количества фазеолины (Петухов, 1986б). Это можно показать следующими соотношениями. На пелитово-алевритовом подтипе грунта (до глубины 60 м) мидия доминирует при биомассе около 600 г/м^2 . Биомасса фазеолины здесь составляет около 30 г/м^2 . Но на глубине 60–75 м доминирование переходит к фазеолине при ее биомассе около 80 г/м^2 . Таким образом, на сравниваемых участках смена доминирования происходит при уменьшении биомассы мидии более чем в 6 раз, тогда как биомасса фазеолины возрастает только в 2,5 раза.

Следует учесть также сезонные и многолетние изменения бентоса, отмеченные даже для обитающего при постоянной температуре сообщества фазеолины. Сезонные различия более заметны у верхней границы этого сообщества (Киселева, 1981). Наконец, распределение поясных сообществ по глубинам моря может несколько отличаться в разных его районах. И все же границы поясных сообществ рыхлых грунтов определяются с большей надежностью, чем аналогичные границы в мозаичных местообитаниях прибрежной зоны.

Для наших целей ограничимся примерами, иллюстрирующими доминирование митилид в других типах местообитаний, кроме рассмотренных. Если для скаловой и иловой мидий, а также фазеолины доминирование и выделение соответствующих типов сообществ широко известны, то наличие в Черном море сообществ с митилястером и модиолой в качестве руководящих форм упоминается реже. Это связано с относительно малыми пространственными масштабами соответствующих сообществ.

На неровных поверхностях скал и валунов в зоне зарослей цистозеры митилястер может составлять более 70 % биомассы зообентоса (Шаронов, 1952). Но в сообществе, включающем как зоо-, так и фитобентос, доминирующим видом может оказаться цистозира. Тем не менее средняя численность митилястера в этой зоне может составлять 74 тыс. экз/м² при биомассе 4,2 кг/м², что превышает среднюю биомассу цистозеры. Следовательно, митилястер может доминировать даже в зарослях цистозеры (Валовая, 19796). Непосредственно на талломах цистозеры митилястер достигает 40 % биомассы самого макрофита — субстрата.

На скалах относительно большие площади могут быть заняты чистыми (без мидии) поселениями митилястера как у открытого побережья (мыс Фиолент), так и в закрытых от штормов и хорошо прогреваемых местообитаниях (бухта Омега). Сообщества с доминированием митилястера отмечены для скал разных районов черноморского побережья (Шаронов, 1952; Киселева, Славина, 1965; Миловидова, 1966; Vacescu et al., 1971). В озере Донузлав митилястер доминирует на устричниках, песках с зарослями хары.

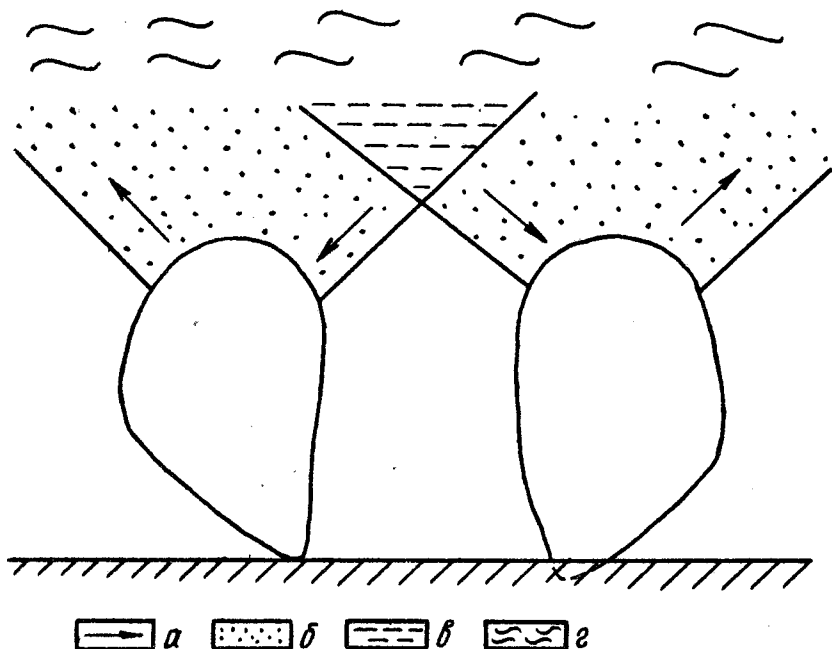
Доминирование модиолы адриатической обнаружено на ограниченном числе станций, например, в Керченской предпроливной зоне, в районе бухты Ласпи.

Таким образом, каждый вид черноморских митилид в определенных местообитаниях оказывается руководящим. Границы соответствующих сообществ определяются особенностями реакции руководящего вида на условия среды, в первую очередь абиотические. Отсюда следует, что выделение сообществ по признаку доминирования отражает не столько биоценотические различия, сколько аутоэкологические особенности распределения видов-доминантов. Имеющиеся материалы свидетельствуют, что смена доминанта в переходной зоне, например, между сообществами мидии и фазеолины, не сопровождается кардинальными изменениями всего состава фауны.

Это не должно приводить к отрицанию своеобразия выделяемых по доминантам сообществ. Сам факт смены руководящего вида заставляет исходить из того, что аутоэкологическая реакция на соответствующие изменения условий должна проявиться хотя бы у части видов бентоса, не только у доминантов. И действительно, состав и соотношение видов претерпевают постепенные, но определенные изменения. Они отчетливее выявляются при сопоставлении пограничных и центральных зон сообществ (Киселева, 1981). Эти изменения отчасти являются результатом независимой реакции отдельных видов на смену абиотических условий. Но для части видов реакция оказывается опосредованной, связанной со вторичным изменением условий под влиянием вида-доминанта. Разные доминанты смежных сообществ оказывают на местообитание несомпадающее кондиционирующее воздействие. Эта средообразующая, эдификаторная роль для черноморских митилид изучена мало.

9.2. ВЛИЯНИЕ НА ЯРУСНОСТЬ СООБЩЕСТВ РЫХЛЫХ ГРУНТОВ

Представляет интерес анализ воздействия митилид на ярусность сообществ, т.е. их вертикальную структуру. Под ярусами будем понимать относительно ограниченные друг от друга по вертикали группировки неподвижных и малоподвижных организмов бентоса (Ausich, Bottgir, 1982). В составе ярусов полезно различать гильдии — группы функционально сходных видов, одинаковым образом эксплуатирующих ресурсы (Root, 1967).



Р и с. 72. Схема поля фильтрации, создаваемого митилидами:

a — поток воды, создаваемый фильтрующей деятельностью моллюска, *б* — активная зона фильтрации отдельной особи, *в* — зона перекрывания индивидуальных зон фильтрации, *г* — единое поле фильтрации

Ярко выражена ярусность зарослевых сообществ Черного моря. Но митилиды здесь часто занимают подчиненное положение, их роль в поддержании вертикальной структуры выявить трудно. На рыхлых грунтах при доминировании митилид, благодаря наличию инфауны и квазигоризонтальной поверхности основного субстрата (грунта), ярусность отличается своеобразием, влияние митилид проявляется более отчетливо. Это видно на примере сообщества иловой мидии по материалам из района поднятия Шмидта (северо-западная часть моря).

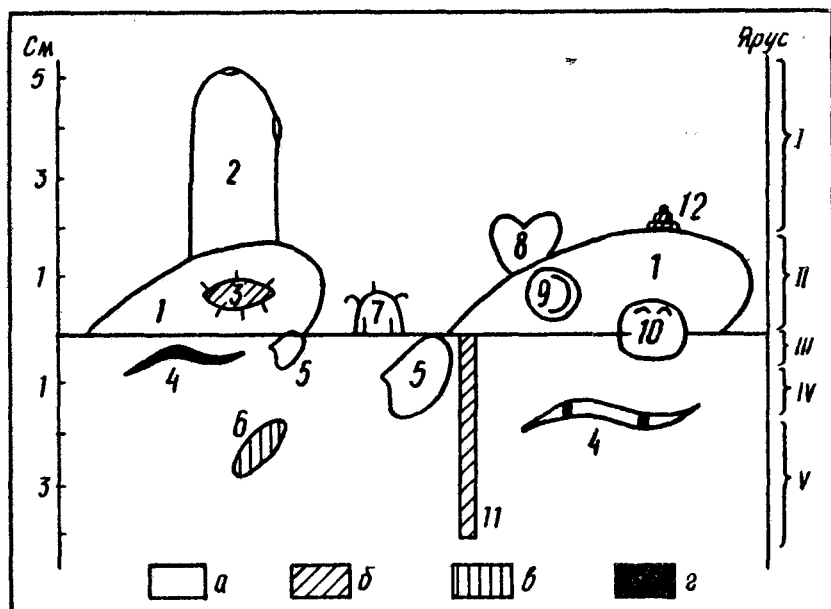


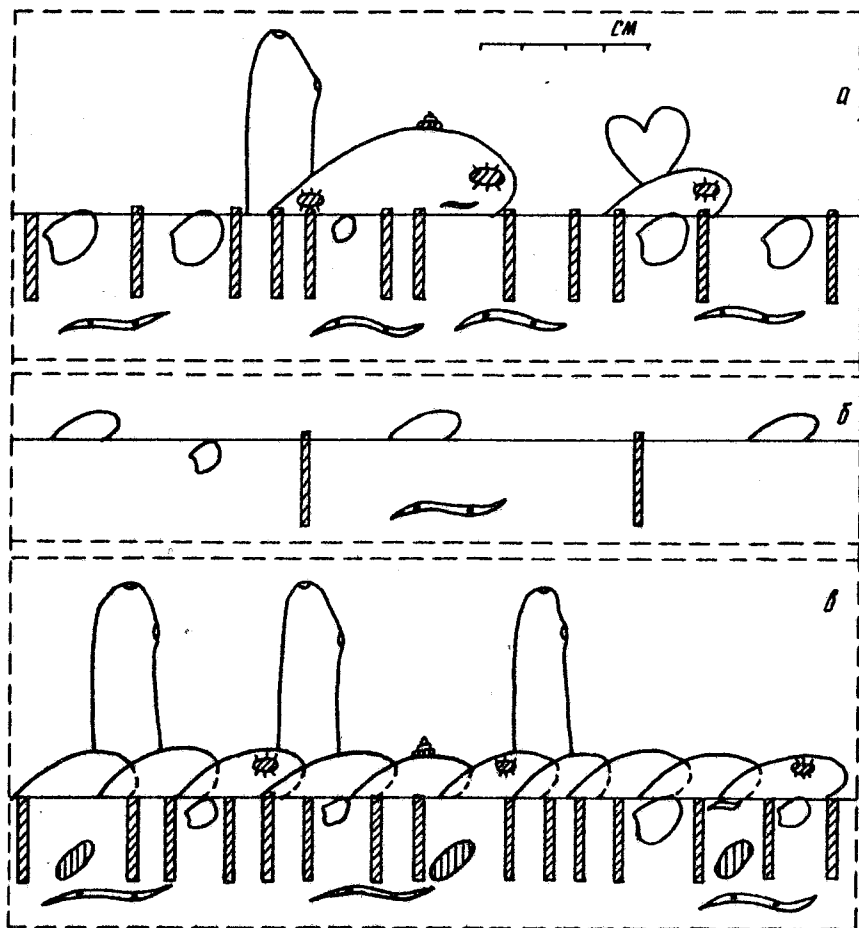
Рис. 73. Схема ярусного строения сообщества иловой мидии:

a – филтраторы, *б* – детритофаги, *в* – всеядные, *г* – плотоядные; 1 – митилиды, 2 – крупные удлиненные асцидии, 3 – ракообразные и офиуры, 4 – бродячие полихеты, 5 – двустворчатые инфузии, 6 – абра, 7 – актинии, 8 – губки, 9 – неподвижные и малоподвижные эпибионты (балаус, хитон, калиптрея, серпулиды), 10 – круглые асцидии, 11 – грубо- и норостроящие, 12 – подвижные эпибионты (в основном гастроподы)

У филтраторов существует индивидуальная активная зона фильтрации. В достаточно плотных поселениях индивидуальные зоны перекрываются, образуя единое поле фильтрации (рис. 72). Такая ситуация соответствует "сомкнутым сообществам" фитоценологов, в которых выделение ярусов считается наиболее обоснованным (Шенников, 1964).

В зависимости от плотности поселения животных, их размеров и зоны индивидуальной активности различные ярусы выражены с большей или меньшей определенностью. У рассматриваемого сообщества иловой мидии считаем целесообразным различать пять ярусов (рис. 73). Основным по биомассе является второй ярус, образованный мидиями, а также неподвижными эпибионтами, круглыми асцидиями и актиниями. В этом же ярусе обитают подвижные животные – ракообразные, бродячие черви, гастроподы.

Отметим, что сравнение ярусности разных типов сообществ рыхлых грунтов выявило определенные различия как по составу животных, так и по их соотношению в ярусах. Так, на шлах в сообществе асцидии эугиры основным по биомассе является третий ярус, в сообществах абры, мелинны и теребеллиды – пятый.

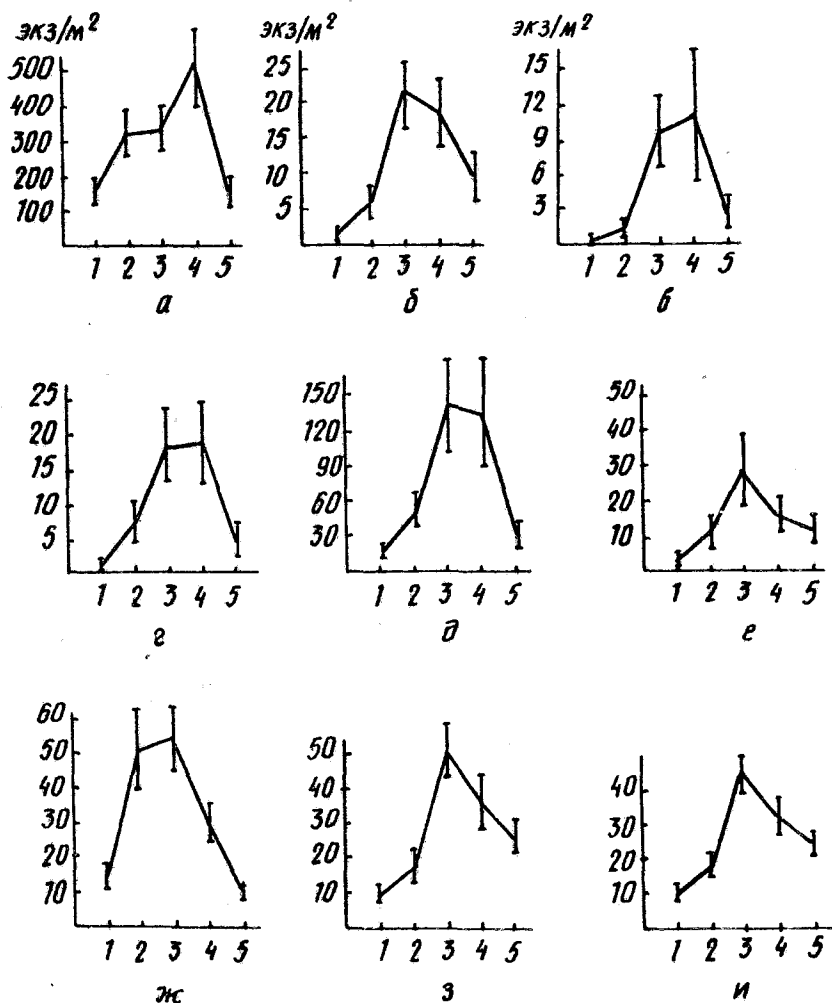


Р и с. 74. Схема изменения в вертикальной структуре сообщества иловой мидии при сукцессии после замора:

а – стабильное сообщество мидии, *б* – сообщество мидии через год после замора, *в* – через 2,5 года. Обозначения как на рис. 73

Анализ восстановления структуры мидиевого сообщества после замора показал, что при начальном развитии второго яруса в сообществе отсутствуют ракообразные, бродячие черви и эпibiонты мидии. Эти компоненты сообщества появляются по мере увеличения численности и размеров мидии, т.е. по ходу формирования второго яруса.

Общие тенденции изменений в ярусной структуре сообщества иллюстрируются схемой (рис. 74). Более детально ход послезаморной сукцессии можно проследить по изменению численности основных групп на фоне восстановления поселений мидии (рис. 75). Возможна



Р и с. 75. Изменение численности основных групп макробентоса в сообществе мидий после замора:

1 – X.1979 г., 2 – V.1980, 3 – IX.1980, 4 – VI.1981, 5 – VIII.1982;

a – митилиды (в основном мидия и модиола), *б* – бродячие полихеты, *в* – подвижные эпибоннтные ракообразные, *г* – неподвижные и малоподвижные эпибоннты, *д* – трубкостроящие полихеты-детритофаги, *е* – крупные двустворки инфауны, *ж* – мелкие двустворки инфауны, *з* – бродячие полихеты инфауны, *и* – полихета *Nephtys hombergii*

точка зрения, что все группы независимо реагируют на послезаморное улучшение абиотических условий. Но некоторые факты и соображения свидетельствуют, что мидия оказывает определенное влияние на формирование вертикальной структуры сообщества.

Обращает внимание то, что развитие второго яруса, образованного преимущественно мидией сопровождается увеличением количества животных пятого яруса (бродячих эпибионтных полихет, ракообразных, неподвижных и малоподвижных эпибионтов разных групп, трубкостроящих организмов). В то же время после начального роста численности наблюдается ее спад у двустворок инфавны — основных представителей 3—4-го ярусов.

Нет сомнений, что развитие основного по биомассе второго яруса существенно меняет микрорельеф дна, дает дополнительную поверхность для оседания эпибионтов и укрытия для мелкой подвижной инфавны. Кроме того, осаждая большое количество взвеси из воды и доставляя ее на грунт в форме фекалий и псевдофекалий, мидии обогащают кормовую базу трубкостроящих полихет — собирателей и некоторых других животных. Таковы механизмы положительного влияния второго яруса на развитие пятого.

Можно предположить также, что мидии, по достижении определенной плотности, обеспечивающей высокую степень сомкнутости индивидуальных зон фильтрации, перехватывают значительную часть пищи у фильтраторов 3—4-го ярусов, угнетая развитие соответствующих животных. Таким образом, перевод взвеси в осадок улучшает пищевые ресурсы для одних гильдий и ухудшает для других, что отражается на соотношении ярусов.

В свою очередь трубкостроящие полихеты пятого яруса, собирающие детрит с поверхности осадка, могут обеднять кормовую базу червей, питающихся в толще грунта (например, нефтиса), что, возможно, объясняет снижение численности бродячих червей на определенном этапе сукцессии.

Эти предварительные заключения призваны обратить внимание на роль митилид в формировании общих черт вертикальной структуры сообщества и на соотношение основных гильдий.

Поселения митилид привлекают моллюскоядных рыб, оказывая влияние на их пространственное распределение. Распределение специфичной фауны паразитов и комменсалов митилид еще более тесно связано с поселениями хозяев.

9.3. ДРУГИЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА ЭДИФИКАТОРНОЙ РОЛИ

Освещение больших объемов придонной воды митилидами меняет экологические условия этого слоя пелагиали. Взвесь удаляется вместе с микрофлорой, меняется даже плотность воды (Воскресенский, 1948). Повышение прозрачности воды улучшает проникновение солнечной радиации. При небольших глубинах это оказывает эффект на фотосинтез планктонной и донной флоры, на их состав и продукцию (Соловьева и др., 1977; Галкина и др., 1982).

Перевод в осадок взвеси, обогащенной слизистыми выделениями митилид, меняет биохимические свойства его верхнего слоя, механический состав. Крупные мидии в Черном море выделяют в сутки до 2,3 мг/л растворенного органического вещества (Брайко, 1985). Поэтому в районах мидийных плантаций заметно возрастает содержание растворенного органического вещества в воде (Галкина и др., 1982), увеличивается концентрация фосфатов (Куфтаркова и др., 1984). Параллельно усиливается накопление органических веществ в грунте (Dahlback, Gunnarson, 1981), что ведет к созданию восстановительных условий в верхних слоях осадка (Бобко и др., 1986; Matisson, Linden, 1983).

Годовая продукция биоотложений, обогащенных азотом и углеродом, оценивается величиной 1,76 сухой массы на 1 г сухой массы мидии. Мидии увеличивают поступление С, N и Р в осадок на 10 % (Katsky, Evans, 1987).

Скрепляя рыхлый грунт биссусом, мидии препятствуют его размыву. Крупный моллюск удерживает десятки граммов осадка (Тарасов и др., 1979).

Евтрофикация осадка мидиями, как показано в опытах, способствует развитию полихеты *Capitella capitata*, но угнетает другой вид — *Spio filicornis* (Киселева, 1979). Изменение численности мидии вызывает сдвиг в количественном развитии мейобентоса (Сергеева, 1985а, б). Особенно заметные изменения сообществ зарегистрированы в зонах мидийных плантаций (Romero et al., 1982; Matisson, Linden, 1984), где плотность мидий больше природной.

Все эти сведения получены для разных видов мидий. Но можно с уверенностью заключить, что другие массовые для Черного моря виды митилид также оказывают заметное средообразующее и биоценологическое влияние в зонах поселений.

9.4. ВКЛАД В ГЕТЕРОТРОФНУЮ ПРОДУКЦИЮ БЕНТОСА

Расчеты гетеротрофной продукции зообентоса в Черном море (Заика, Макарова, 1990) позволяют оценить вклад митилид в суммарное воспроизводство органического вещества донными сообществами. Для расчетов выделено пять вертикальных зон бентали: 0–25, 25–55, 55–100, 100–125, 125–200 м. Зона 25–55 м соответствует типичным границам пояса сообществ иловой мидии, следующие две зоны — область доминирования фазеолины.

Продукционные оценки произведены по данным, характеризующим дозаморный период (50–60-е годы), без учета существенного ухудшения состояния бентоса в последующие десятилетия. Чтобы роль митилид в общем продукционном процессе выявилась более рельефно, рассмотрим данные по всем зонам и всем группам бентоса, охваченным исследованием.

Т а б л и ц а 8. Годовая продукция зообентоса Черного моря по вертикальным зонам

Продукция	Группа бентоса	Зона глубин, м			
		25–55	55–100	100–125	125–200
Средняя, г/м ²	Макробентос	600	70	8	1,8
	Мейобентос	5,5	1	1	0,7
	<i>Всего</i>	605,5	71	9	2,5
Общая для зоны, млн т	Макробентос	10	2,75	0,023	0,018
	Мейобентос	0,1	0,53	0,003	0,006
	<i>Всего</i>	10,1	3,28	0,026	0,024

Для всех выделенных зон, кроме первой (0–25 м), расчеты продукции выполнены дифференцированно по каждому массовому виду макробентоса и по каждой группе псевдо- и эвмейобентоса, для чего использовали наиболее вероятные величины средней для года суточной удельной продукции по имеющейся сводке (Заика, 1983). Соответствующие величины принимали с учетом таксономической принадлежности, средних размеров, вероятной продолжительности жизни.

Для отдельных массовых видов макробентоса удельная продукция была заново или впервые рассчитана по данным о росте, размерной структуре популяций. Это касается, в частности, фазеолины. Для животных, обитающих ниже и выше сезонного термоклина, вводили поправку на температурные условия соответствующих зон с учетом изученных зависимостей (Заика, 1983).

Зообентос в зоне 0–25 м отмечается большим разнообразием и пестротой в распределении сообществ, поэтому продукцию вычисляли выборочно для отдельных типов сообществ и только в расчете на 1 м².

Для иловой мидии в расчетах использована средняя удельная продукция 0,0025, для фазеолины получено значение 0,0012 сут⁻¹.

Оценив продукцию по видам и группам в расчете на 1 м² в верхнем и нижнем краевых и центральном участках поясных сообществ (Киселева, 1981), вычисляли общую продукцию на 1 м², среднюю для всей вертикальной протяженности зоны. Так, в сообществе иловой мидии продукция зообентоса составила 614 г·м⁻²·год⁻¹ в подзоне 25–30 м, 645 — на 40–45 м и 124 — на 50 м глубины. Средняя продукция для зоны 25–55 м с учетом изменения состава видов и их биомасс по глубинам оценена в 600 г·м⁻²·год⁻¹.

Рассчитаны значения продукции для зон в целом. Эти величины не учитывают мало исследованную явную неоднородность бентоса вдоль изобат в масштабах моря, а потому они менее надежны, чем результаты расчетов для 1 м² в районах фактического отбора проб.

Полученные данные представлены в табл. 8. При сравнении зон следует учитывать их значительные отличия по ширине и общей площади. Наиболее продуктивным является сообщество ("биоценоз") иловой мидии, занимающей зону 25–55 м. Особенно резко это выявляется при

сравнении продукции на 1 м^2 . В результате эта сравнительно узкая зона бентали дает наибольший вклад в суммарную продукцию зообентоса Черного моря.

Выборочные расчеты по зоне 0–25 м показали, что, за исключением поселений скаловой мидии, ни один тип сообществ не приближается по продукции к сообществу иловой мидии. Так, в сообществе гувдии годовая продукция составляет $27 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ на глубине 20 м. Сообщество гувдии встречается и на глубинах 30–40 м, где его продукция равна $58 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$.

С учетом этого зона 0–25 м дает общую годовую продукцию вряд ли более 2 млн т. Отсюда следует, что в зоне иловой мидии (25–55 м) производится $2/3$ всей продукции зообентоса Черного моря.

Анализируя вклад разных звеньев бентоса в общую продукцию, прежде всего отметим, что на глубинах до 100 м доля мейобентоса составляет 0,9–1,4 %, т.е. на два порядка ниже, чем макробентоса (рис. 76). Лишь с приближением к сероводородной зоне доля мейобентоса возрастает до 40 %, что объясняется быстрым снижением биомассы (а потому и продукции) макробентоса.

В составе макробентоса огромный вклад в продукцию принадлежит видам-доминантам. Доля иловой мидии в продукции макробентоса соответствующего сообщества составляет 95 %. В нижележащих сообществах доля доминирующего вида (фазеолины) снижается до 60 %.

Таким образом, несмотря на относительно высокие величины удельной продукции у мелких форм макро-, и особенно у мейобентоса, решающее влияние оказывает резкое преобладание доминирующего вида по биомассе. По аналогии можно заключить, что гетеротрофный микробентос, не учтенный из-за недостатка данных, не может давать существенного вклада в общую продукцию бентали Черного моря до сероводородной зоны.

Виды, доминирующие в донных сообществах по биомассе, играют ведущую роль и в производстве вторичной продукции. Это является дополнительным свидетельством целесообразности выделения сообществ ("петерсеновых", "биоценозов") по доминирующему виду.

Изложенное продемонстрировано на сообществах, в которых доминируют иловая мидия и фазеолина. Полученные выводы, несомненно,

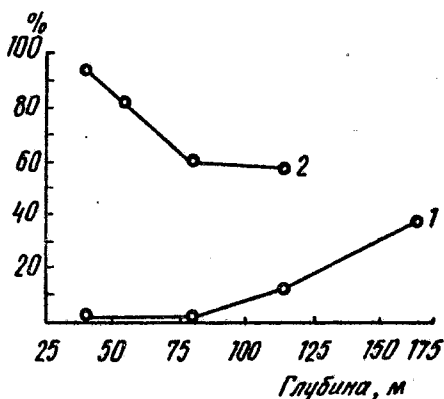


Рис. 76. Изменение с глубиной вклада мейо-, макробентоса и вида-доминанта в общую продукцию. Отношение (в %) к продукции макробентоса таковой мейобентоса (1) и вида-доминанта (2)

справедливы для сообществ скаловой мидии, митилястера и модиолы адриатической. Отсюда ясно, что в Черном море именно митилидам принадлежит главенствующая роль в воспроизводстве органического вещества в бентали, на гетеротрофном уровне.

9.5. ЯВЛЕНИЕ БИОФИЛЬТРА И РОЛЬ МИТИЛИД

Планктонные и донные фильтраторы изменяют за счет своей фильтрационной деятельности агрегатное состояние взвеси, значительно ускоряют ее осаждение на дно. Учитывая обилие и доминирование митилид на больших площадях дна Черного моря, их вклад в общее явление биофильтра следует признать заведомо большим.

Первые обстоятельные оценки участия мидии в процессах биофильтрации взвеси и осветления воды были проведены на примере Белого моря (Воскресенский, 1948). Исследования показали, что придонная вода перемещивается струями воды от мидий на 50—85 см и более. Поселения мидий на литорали, с учетом перерыва процесса фильтрации в отлив, пропускают через фильтрационные аппараты особей за сутки кубометры и даже десятки кубометров воды. На основе этих сведений обсуждена роль мидий в осветлении относительно небольшого по толщине слоя воды, перемещаемого над их поселениями приливно-отливными течениями. Следует подчеркнуть, что эти расчеты справедливы для случая "литорального биофильтра", который и рассматривался К.А.Воскресенским (1948).

Некоторые исследователи черноморских митилид также выполняли количественные оценки их участия в процессе биофильтрации. При этом фиксируют время, за которое поселения митилид полностью прокачивают через себя всю воду бассейна. Но в Черном море нужно учитывать в связи с донным биофильтром две особенности — бесприливность моря и массовые поселения митилид на относительно больших глубинах. При этих условиях важно выяснить, какую роль играет повторная фильтрация одной и той же воды, какой слой воды по толщине фактически осветляют фильтраторы.

В период сезонной стратификации вод ограниченность вертикального водообмена через слой термоклина ведет к тому, что поселения митилид под скачком температуры фильтруют воду только в пределах соответствующего слоя. На участках шельфа, где между термоклином и дном остается лишь узкий слой воды, она будет многократно очищаться моллюсками от взвеси. Но слой скачка является препятствием и для седиментации легкой взвеси. Поэтому деятельность моллюсков должна приводить к появлению резкого перепада в содержании взвеси. Это усиливает стратификацию всей пелагической экосистемы района. Кроме того, моллюски оказываются в условиях дефицита пищи.

Наблюдения показывают, что в непроточных аквариумах мидии относительно равномерно освещают весь объем воды. Это происходит благодаря перемешиванию ее в результате вододвижущей активности самих моллюсков, что приводит к постоянному выравниванию концентрации оставшейся взвеси.

Поместив крупную мидию в цилиндр с большой концентрацией взвеси, можно видеть поднимающиеся к поверхности струйки осветленной воды, выбрасываемой моллюсками. Всаживание воды менее заметно по движению частиц взвеси, поскольку площадь сечения входной щели гораздо больше, чем выходного отверстия.

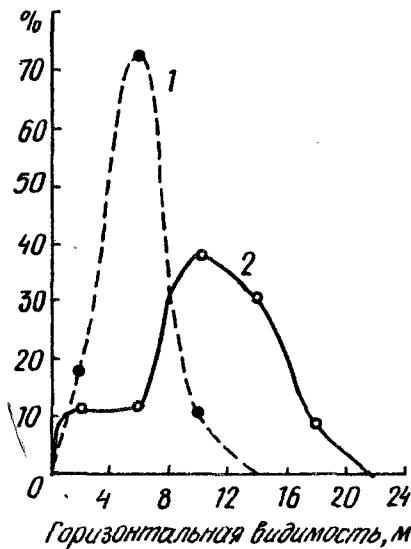
По оценке Г.Н.Миронова (1948), у мидии длиной 43 мм

скорость выходной струи достигает 16,9 см/сек, составляя в среднем 10,4 см/сек. При площади выходного отверстия 2,4 мм² это соответствует скорости фильтрации воды 14,9 см³/мин. Близкая величина получена и при расчетах по данным освещения от взвеси.

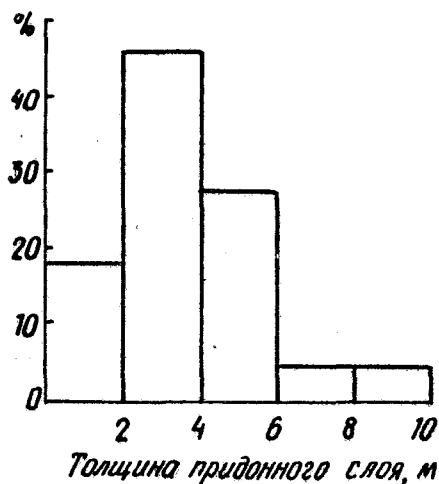
Выходные струи крупных мидий обеспечивают турбулентное перемешивание воды в слое толщиной до нескольких десятков сантиметров. Мидиола адриатическая активно перемешивает воду в слое 10–20 см. Выходные струи от фазеолины прослеживаются на расстоянии всего 2–4 см от моллюска.

Таким образом, только крупные мидии обладают мощным насосом, работа которого обеспечивает как прокачку воды, так и ее хорошее перемешивание в окружающем моллюска пространстве. Но объем пространства, в котором происходит перемешивание воды за счет активности моллюска, относительно невелик. Это подтверждено результатами подводных наблюдений, выявившими существенные локальные различия в освещении придонной воды мидиями, связанные с плотностью мидийных поселений.

Количественные данные по объему воды, фильтруемой черноморской мидией, несколько различаются по данным разных исследователей. Это объясняется методикой измерений, суточными и сезонными различиями, влиянием температуры. Но порядки величин те же, что и указанные для *M. edulis* Белого и других морей (Воскресенский, 1948).



Р и с. 77. Частота встречаемости различной горизонтальной видимости в северо-западной части Черного моря:
1 — в толще воды, 2 — у дна



Р и с. 78. Частота встречаемости придонного слоя различной толщины

По данным Г.Н.Миронова (1948), скорость фильтрации черноморской мидии возрастает от 0,3 л/г при длине 10–20 мм до 4 л/г при 60–70 мм. Принимая общую продолжительность фильтрации 18 ч/сут, для крупных мидий этот автор указывает объем фильтруемой за сутки воды до 70 л. Для мидии из Азовского моря при длине 57–70 мм и температуре 20–21 °С приводится величина фильтрации 18–20 л/сут, а при оптимальной концентрации корма — 23–36 л/сут (Богучарскова, 1979). Переход от этих индивидуальных показателей к

расчетам осветления воды под 1 м² поселениями, скажем, иловой мидии возвращает нас к необходимости учитывать влияние стратификации вод на толщину осветляемого моллюсками слоя.

Материалы по этому вопросу получены в ходе многолетних наблюдений из подводных аппаратов за поселениями мидии в северо-западной части моря с одновременной регистрацией горизонтальной видимости (прозрачности) и содержания в воде взвеси крупнее 0,5 мм (Логачев и др., 1990)¹.

Установлена тенденция повышения прозрачности придонного слоя воды, особенно над мидийными банками. Для количественной обработки данных наблюдений использовали следующие методы. Сначала сравнивали распределение значений горизонтальной видимости в толще воды и у дна (рис. 77). В толще воды она не превышала 8–12 м, у дна — 16–20 м. Видимость свыше 8 м отмечалась в толще воды в 11 %, а у дна — в 77 % случаев. С учетом относительно высокой точности визуальной регистрации можно сомневаться в абсолютных значениях данных, но многократное превышение высокой прозрачности воды у дна очевидно.

Эти сведения позволяют утверждать о существовании в исследованной обширной зоне северо-западного шельфа придонного слоя повышенной прозрачности (ПСПП). Он наблюдается в периоды стратификации вод и бывает выраженным в большей или меньшей степени как по толщине, так и по прозрачности (в отношении у прозрачности вышележащих вод).

¹ Горизонтальная видимость (в м) оценивалась визуально, после тренировок; сравнение оценок разных наблюдателей показывает высокую сходимость данных.

При наличии ПСПП его верхняя граница может быть размытой и резкой. При резкой выраженности этой границы, над ней обычно располагается узкий слой повышенной мутности.

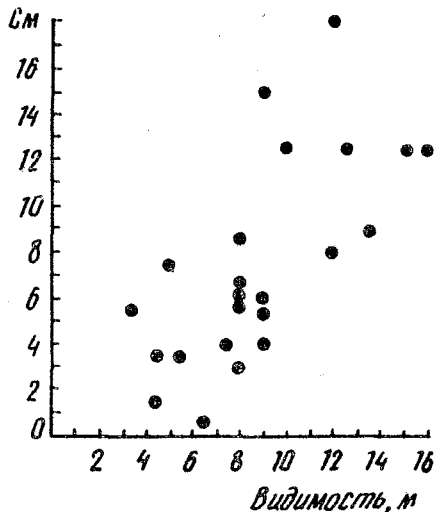
Как правило, толщина ПСПП не превышала 10 м. Повышение прозрачности, начиная с 15–20 м от дна, зарегистрировано менее, чем в 10 % случаев. Отобрав наблюдения, где толщина ПСПП не превышала 10 м, и графически отразив распределение выборки по толщине слоя (рис. 78), убеждаемся, что ПСПП толщиной 2–8 м отмечался в 73 % случаев, в том числе толщиной в 2–4 м — в 45,5 % случаев. Минимальная зарегистрированная толщина ПСПП (1,5 м) связана с положением наблюдателя в подводном аппарате, не позволяющем видеть более тонкие придонные слои.

Вычислив отношение горизонтальной видимости в ПСПП и вышележащей толще для всех пар величин, полученных при спусках и подъемах подводного аппарата, можно сделать вывод, что видимость в ПСПП была выше в 1,1–3,6 раз. Отношение 1,8–2,0 наблюдалось в 41%, 1,3–1,5 раза — в 32 % случаев.

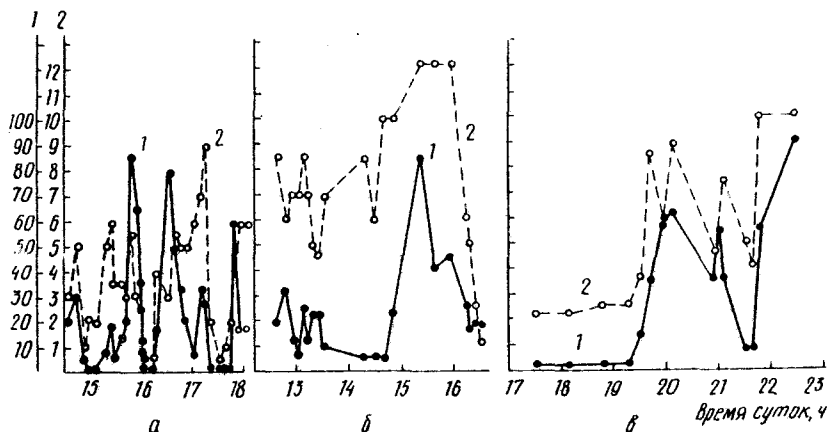
Таким образом, для изученного района Черного моря в период стратификации вод наиболее типичным является наличие придонного слоя мощностью 2–4 м, прозрачность в котором в 1,5–2,0 раза выше, чем в вышележащей толще воды.

Наблюдения показали также, что среди визуально регистрируемых частиц взвеси преобладали хлопья и нити детрита длиной 0,5 мм и больше. Они были значительно многочисленнее, чем планктонные организмы тех же размеров. Иногда снижение прозрачности воды вызывалось высокой концентрацией микроскопических фракций взвеси, но в большинстве случаев, в частности в ПСПП, типичными были агрегаты детрита длиной 2–10 мм.

Сравнение среднего расстояния между частицами детрита и горизонтальной видимости (рис. 79) показало заметную взаимозависимость этих показателей. Следовательно, концентрация "морского снега" оказывает существенное влияние на прозрачность воды. Отметим, что при большей вариабельности средних размеров частиц в обсуждаемой выборке влияние размера агрегатов детрита на связь между их концентрацией и прозрачностью воды не отмечено.



Р и с. 79. Связь среднего расстояния между частицами детрита (см) с горизонтальной видимостью в придонном слое воды



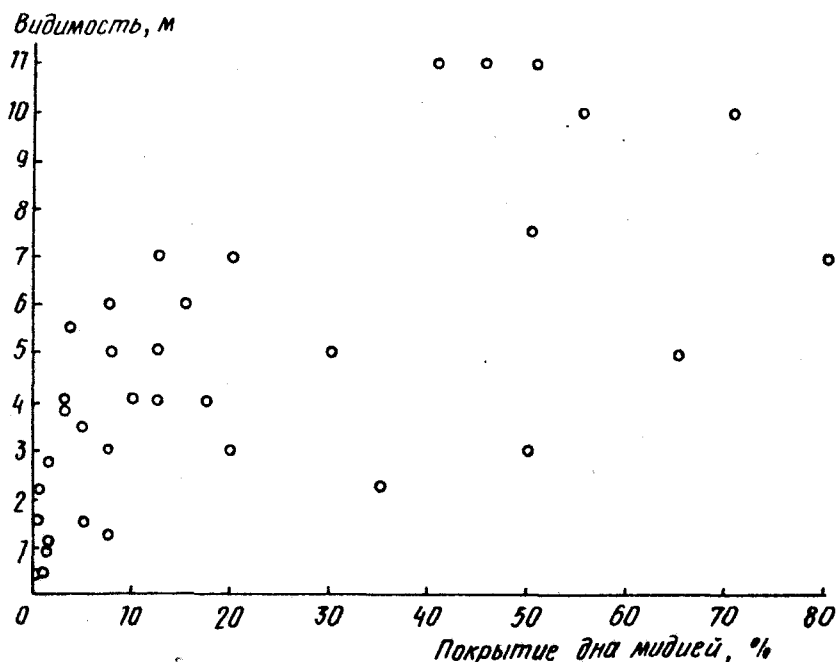
Р и с. 80. Изменение процента покрытия дна мидиями (1) и горизонтальной видимости в придонном слое воды (2) по ходу движения подводного аппарата: а-в — разные дни наблюдений (октябрь 1979 г.)

Таким образом, повышенная прозрачность придонного слоя связана с низкой концентрацией взвеси, в частности агрегатов детрита крупнее 0,5 мм.

При обследовании больших площадей дна из подводного аппарата, буксируемого галсами, выявлена тенденция повышения прозрачности придонного слоя воды над плотными скоплениями мидии. Для документальной проверки этих наблюдений использованы данные одновременной регистрации прозрачности придонной воды и процента проективного покрытия дна мидиями. В результате наблюдений, проведенных по ходу трех длительных буксировок на глубинах 20–50 м (рис. 80), можно видеть, что горизонтальная видимость у дна менялась часто и резко, так что ПСПП является не сплошным полем, а мозаичным слоем из пятен (чаще полос, судя по наблюдениям) прозрачной и мутной воды. По нашему мнению, характер изменения сопоставляемых показателей подтверждает тенденцию зависимости прозрачности придонной воды от процента покрытия дна мидиями.

При большой пространственной мозаичности как проективного покрытия дна мидиями, так и горизонтальной видимости, даже небольшие течения должны смещать оба "поля" относительно друг друга. Поэтому совпадения основных пиков и провалов на рис. 80 более удивительны, чем участки, где синхронность изменений не прослеживается.

Приведенные данные (за октябрь 1979 г.) не являются единственными. Результаты аналогичных наблюдений, выполненных в сентябре 1980 г. и представленных в иной форме (рис. 81), обнаруживают ту же тенденцию на фоне большого разброса точек. Сопоставляя все при-
170



Р и с. 81. Связь между покрытием дна мидиями и горизонтальной видимостью по материалам сентября 1980 г.

веденные материалы, можно заключить, что наличие придонного слоя прозрачной воды в немалой степени обязано фильтрационной активности мидий, удаляющих из воды, в частности, агрегаты детрита (морской снег). Роль осветления воды в ПСПП мидиями подтверждается и тем, что в периоды заморов прозрачность воды над мидийными банками резко снижается.

Отрывочные данные о наличии течений у дна в периоды наблюдений позволяют отметить, что при скорости движения воды у дна более 5–6 см/с ПСПП был выражен резче как по разнице в горизонтальной видимости, так и по четкости верхней границы слоя. Такой же эффект вызывало совпадение верхней границы ПСПП с термоклином. По-видимому, в обоих случаях основную роль играло изменение плотности воды у верхней границы ПСПП, которая оказывалась и границей для осветляющего эффекта фильтрационной активности мидий.

Судя по наблюдениям из подводных аппаратов, придонные течения встречались в виде локальных потоков небольшой ширины. Поэтому при исследованиях на больших площадях удастся выявить тенденцию влияния плотности поселений мидий на прозрачность придонной воды в той же точке, несмотря на искажающее действие течений. Можно предположить, что соотношение скоростей пополнения ПСПП агрега-

тами детрита через верхнюю границу и фильтрации воды моллюсками таково, что осветление проявляется лишь в реальном масштабе времени. Другими словами, наблюдаемая прозрачность — не результат длительного осветления, но эффект текущей, сиюминутной фильтрационной активности мидий. Так, если принять среднюю скорость фильтрации для мидий $1 \text{ л} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (Финенко, 1990), то при плотности поселения $100 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$ и мощности придонного слоя 3 м, моллюски за 6 ч удалят из этого слоя около 20 % взвеси. Этот условный расчет иллюстрирует быстрое осветление придонной воды плотными поселениями мидий в условиях резкой стратификации.

В условиях, когда пищевая взвесь при гравитационном оседании задерживается на резко выраженном скачке плотности, расположенном вблизи дна, сильное осветление узкого придонного слоя воды моллюсками ухудшает условия их питания. Митилиды (и другие фильтраторы) начинают многократно фильтровать уже освобожденную от пищи придонную воду. При этом ухудшение условий питания оказывается в прямой зависимости от плотности мидийных поселений. Этим объясняется появление обратной зависимости между скоростью роста мидий и их биомассой (см. разд. 4.4).

ГЛАВА 10

МИТИЛИДЫ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

10.1. ТИПЫ РЕАКЦИИ НА ЗАГРЯЗНЕНИЯ

В предыдущих разделах рассматривалась биология и экология черноморских митилид преимущественно в нормальных условиях среды. Здесь помещены материалы, отражающие влияние антропогенных воздействий на некоторые биологические и экологические показатели, индивидуальные, популяционные и биоценологические. Деление на "норму" и "патологию" несколько условно по ряду причин. В частности, значительный объем приведенных ранее данных получен в последние годы, когда сдвиги в экосистемах моря регистрировались самые разноплановые и почти повсеместные. Кроме того, черноморская мидия стала объектом широкого промысла, а затем и культивирования. Таким образом, этот вид митилид подвержен теперь не только косвенным воздействиям загрязнения и других отрицательных последствий многопланового морепользования, но и прямым.

Тем не менее при формировании предшествующих глав отбирали данные, характеризующие именно нормальные, а не патологические показатели биологии и экологии митилид. Посильное разграничение нормальных и нарушенных антропогенным вмешательством показателей важно для более глубокого понимания антропогенных влияний. Митилиды — крупные, массовые и относительно выносливые моллюски — удобны для использования при биологическом мониторинге состояния среды и сообществ, при биотестировании изменений. Не случайно широкое распространение получил мидиевый дозор прибрежных скаловых сообществ, а на Черном море под руководством члена-корреспондента АН УССР Г.Г.Поликарпова организован также фазеолиновый дозор состояния донных экосистем относительно больших глубин.

Для проведения соответствующих природоохранных исследований крайне важно глубокое знание нормальной морфологии, физиологии и экологии митилид. Обобщение полученных материалов для их последующего использования в прикладных разработках — одна из основных целей авторов. Помимо природоохранных задач, эти сведения необходимы и для развития хозяйственного использования митилид на базе их марикультуры.

При обсуждении реакции митилид на антропогенные воздействия обратим внимание на те же индивидуальные и популяционные показа-

тели, которые рассматривались в условиях "нормы". Закономерности аккумуляции поллютантов в тканях моллюсков, биохимические реакции на воздействие ядосодержащих противообрастающих красок, различных токсикантов, попадающих в море, перестройка ферментных систем и метаболических циклов при загрязнении среды — все эти вопросы выходят за рамки настоящей работы. Они интенсивно разрабатываются в настоящее время и находят отражение в обширной специальной литературе. Нами не рассмотрены также специальные вопросы, связанные с развитием марикультуры мидии. Создание крупных плантаций, несомненно, окажет побочные локальные воздействия на экосистемы. Но в целом переход к марикультуре от добычи мидии из природных поселений будет иметь положительный экологический эффект.

К благоприятным антропогенным воздействиям, в частности для митилид, можно отнести экологически обоснованное формирование пляжей, берегоукрепительных стен, волноломов и других гидросооружений из биопозитивных конструкций, создание искусственных рифов. Большой вклад в исследование по этому направлению вносит коллектив Одесского отделения ИнБЮМ под руководством члена-корреспондента АН УССР Ю.П.Зайцева.

Таким образом, не все антропогенные воздействия оказываются отрицательными по отношению к экосистемам моря и популяциям митилид, в частности.

Обращаясь к влиянию загрязнений на митилид, в наших целях удобно использовать следующую обобщенную классификацию локальных видовых реакций, ранжированную в порядке уменьшения отклика. Деление проведено с учетом качественного различия признаков, по которым можно практически судить о характере реакции. Таким образом, в основу этой рабочей классификации положен принцип ее методологической конструктивности.

1. Полное исчезновение вида из исследуемых участков. Это крайняя реакция на высокий уровень загрязнения, носящего постоянный характер. Следствием является сужение ареала вида в пределах моря, его выпадение из ранее характерных локальных местообитаний. При широких пространственных обследованиях регистрируется по смещению границ зоны обитания вида. На опустошенных участках бентали могут встречаться лишь единичные ювенильные особи.

2. Периодически массовая элиминация моллюсков в поселениях. Типичный пример — регулярные заморы. Благодаря относительной кратковременности элиминирующих факторов, поселения восстанавливаются за счет приноса личинок, но состоят из моллюсков в возрасте до года. В тех случаях, когда уровень и качественный характер воздействий вызывает избирательную элиминацию (выживает часть крупных моллюсков), поселения резко омолаживаются в промежутках между заморами.

При тотальной периодической элиминации поселения митилид не дают собственного потомства и существуют только за счет иммиграции личинок. При сохранении части половозрелых особей поселения можно считать постоянными, но угнетенными со специфической размерно-возрастной структурой.

3. Признаки массовой элиминации отсутствуют, но может снижаться средняя биомасса и численность моллюсков. Распределение становится более мозаичным. В таких случаях митилиды могут утратить доминирующее положение, т.е. произойдут смена сообществ и смещение границ между ними.

Анализ размерно-возрастной структуры показывает снижение скорости роста и общей продолжительности жизни. Отмечены изменения индивидуальных показателей внешней морфологии, индексов кондиции (упитанности).

Таким образом, эта группа реакций может наблюдаться как при явных биоценологических и популяционных сдвигах, так и на фоне кажущегося популяционного благополучия, т.е. без смены доминанта, без заметного изменения численности, биомассы, соотношения половозрелых и ювенильных моллюсков.

Ранжировка признаков внутри данной группы пока затруднительна. Объединяет их то, что они показывают реакцию на постоянное ухудшение условий. Все перечисленные признаки являются интегральными, отражают историю индивидуального развития особей поселения и не могут меняться, во всяком случае быстро. Даже компенсационный рост и повышение упитанности при улучшении условий не могут быстро и полностью затухать необратимые признаки неблагоприятного предыдущего хода онтогенеза.

4. Морфофизиологические и биохимические реакции, имеющие обратимый характер. Соответствующие отклики наиболее чувствительные. Проявляются первыми при малых уровнях загрязнения и сохраняются, меняя выраженность и качественный состав, вплоть до летальных уровней. Регистрируются путем биохимических анализов либо в ходе кратковременных опытов по определению скоростей роста, дыхания, фильтрации воды, различных проявлений метаболизма, мускульных реакций на стандартизированные воздействия, активности ресничного эпителия, различных индексов состояния гонад.

Соответствующие исследования позволяют судить о степени отклонения реакций от характерных для моллюсков нормальных условий среды. Но полученные данные отражают влияние уровня загрязнения, наблюдаемого только в период исследований. Ввиду обратимости и лабильности реакций, они могут сильно различаться у моллюсков одного местообитания в разные годы, сезоны и дни. Поэтому для суждения о роли загрязнения в инициировании таких реакций у митилид в природе и о степени их постоянства, необходимы либо регулярный контроль

исследуемых признаков, либо независимые данные о постоянстве или периодичности уровня загрязнений.

Отметим, что типы реакций на загрязнение обсуждались применительно к донным стадиям жизни моллюсков. Это объясняется многими методическими преимуществами. С экологической точки зрения важно, что исследование прикрепленных донных моллюсков позволяет дать точную пространственную привязку результатов. Перенос планктонных личинок на большие расстояния, трудность их видового определения и сбора материала в необходимых количествах ограничивают возможность их использования в обсуждаемых исследованиях.

10.2. ИЗМЕНЕНИЕ ГРАНИЦ ОБИТАНИЯ МИТИЛИД

Зоны распространения митилид в Азово-Черноморском бассейне заметно меняются в 60–80-е годы. Эти изменения неоднозначны и происходят в явной связи с антропогенными воздействиями.

Зарегулирование стока рек стало причиной повышения солености Азовского моря, что вызвало быстрое распространение и массовое развитие мидии (Некрасова, Закутский, 1979). В этом случае налицо расширение границ обитания вида в результате деятельности человека. С изменением режима речного стока связывают и появление в 70-е годы сообщества митилястера в Егорлыцком, Тендровском и восточной части Каркинитского заливов на месте ранее существовавших поселений устрицы. В 1983 г. сообщество митилястера впервые зарегистрировано и на южном склоне Одесской банки (Лосовская, 1984, 1987). Впрочем, в восточной части Каркинитского залива поселения митилястера отмечались и в 30-х годах (Арнольди, 1949). В этом случае имеем пример освоения новых местообитаний видом и расширения зоны распространения сообществ, в которых он доминирует.

Гидростроительство, увеличивая количество пригодных для митилид женских субстратов, способствует заселению новых местообитаний мидией и митилястером.

Однако зарегулирование стока рек приводит не только к изменению солености. Действует сложный комплекс взаимосвязанных факторов, включая изменение режима стратификации вод и вертикального водообмена, на фоне увеличения суммарной концентрации выносимых в море биогенных элементов и различных токсикантов. Эти и другие антропогенные влияния вызывают заметное сокращение зоны распространения иловой мидии. Одно из наиболее ярких проявлений массовой элиминации мидии — заморы.

Впервые это явление было зарегистрировано в Дунайско-Днестровском междуречье в сентябре 1972 г. (Сальский, 1983). Последующие регулярные исследования в северо-западной части моря показали, что общая зона заморов неуклонно расширялась. По ее периферии гибель

моллюсков происходила периодически, что позволяло поселениям отчасти восстанавливаться. Но стала расширяться и площадь ежегодных заморозов.

Описанное явление может иметь разную длительность и происходит в период стратификации вод с конца июня до ноября (Лосовская, 1977; Сальский, 1983). К началу 80-х годов заморы распространились практически на всю акваторию северо-западной части моря, стали регистрироваться у берегов Румынии и Болгарии.

Следует отметить, что заморные явления развиваются мозаично. В общих границах заморной зоны существуют участки, где интенсивность гипоксии понижена, как и степень элиминации моллюсков, либо вообще отсутствует. Это объясняется локальными гидрофизическими особенностями, рельефом дна и хорошо регистрируется при обследовании дна из подводных аппаратов. В зависимости от интенсивности гипоксии, моллюски элиминируются все, либо часть половозрелых особей переживает замор.

Участки пространства, где ежегодные заморы наиболее сильны, заселяются оседающей молодью мидии, живущей до очередного замора и доминирующей в бентосе. Тем не менее такие зоны правильнее считать не входящими в современный ареал иловой мидии, в границы ее постоянных поселений.

Иловая мидия исчезает из сильно загрязненных бухт. Так, значительные площади дна Севастопольской бухты в начале нашего века были заняты мидийными поселениями (Зернов, 1913). Обследование в 1928–1929 гг. (по материалам Севастопольской биостанции) показало, что мидия стала малораспространенным в бухте видом. В 1973 г. мидия на рыхлых грунтах бухты не обнаружена (Миловидова, 1985). По данным той же работы, в Новороссийской бухте встречаемость мидии составляла 12 % в 1958–1962 гг. и 8 % в 1975–1979 (по материалам 147 и 170 станций соответственно). Встречаемость *M. adriaticus* в этой же бухте составляла в 1960 г. 24 %, а в 1979 снизилась до 5 %, биомасса этого вида митилид упала с 22,6 до 0,07 г/м².

За этот же период произошло снижение численности иловой мидии у открытого побережья районов Новороссийска, Геленджика, Анапы, Сочи, Севастополя (Миловидова, 1985).

В некоторых случаях снижение численности мидии привело к потере ею доминирующей роли в зообентосе. В соответствующих участках бентали произошла смена сообщества. Такое сокращение площади, занимаемой сообществом иловой мидии, наблюдается, в частности, на подвергшихся сильному заилению участках, даже на местах типичных мидийных банок (район мыса Тарханкут).

Экспедиционные исследования 80-х годов нашего столетия показали появление фазеолины на глубинах 10–30 м на некоторых участках у Крымского побережья, где ее ранее не было. В то же время отмечаются локальные тенденции смещения на меньшие глубины и ниж-

ней границы сообщества фазеолины. В этом случае причиной может быть сдвиг кверху границы сероводородной зоны. Однако на некоторых разрезах у берегов Крыма, Кавказа, в Прибосфорском районе и северо-западной части моря по-прежнему отмечаются поселения фазеолины на глубинах 100–125 м.

Таким образом, среди черноморских митилид виды, обитающие на прибрежных скальных субстратах, сохраняют свои прежние местообитания, за исключением наиболее загрязненных участков бухт. Увеличение общей площади субстрата за счет гидротехнических сооружений позволило им даже расширить число местообитаний.

Митилиды рыхлых грунтов подвержены, как правило, угнетению. Особенно заметно сужение ареала и площадей, на которых вид доминирует в сообществе, отмечено для иловой мидии.

10.3. ДЕГРАДАЦИЯ СООБЩЕСТВ ИЛОВОЙ МИДИИ

Описанные случаи полного исчезновения иловой мидии из некоторых прежних местообитаний являются предельным проявлением и последним этапом реакции на возрастающее ухудшение условий. Этот этап завершает более или менее длительный процесс деградации поселений, стадии которого прослеживаются на примере местообитаний, подвергавшихся многолетнему контролю.

Замор в результате гипоксии развивается быстро и вызывает массовую гибель почти всего бентоса, за исключением наиболее выносливых форм. В других ситуациях ухудшение условий обитания мидии может быть безвредным и даже благоприятным изменением состояния среды для других представителей макробентоса. Именно в таких случаях наблюдается смена доминанта, руководящая роль переходит от мидии к другому виду. Формы и этапы такой смены сообществ, вызывающие их причины и механизмы действия последних, важно знать в интересах прогнозирования.

Описывая примеры деградации сообществ иловой мидии, исследователи упоминают в качестве ключевых разные факторы. Отчасти это объясняется нехваткой знаний о конкретных механизмах действия факторов. С другой стороны, антропогенные воздействия оказываются сложными, включающими ряд сцепленных, иногда иерархически организованных проявлений, из которых исследователь учитывает какое-то одно, методически доступное или представляющееся наиболее очевидным.

Деградацию сообществ мидии в приустьевых районах северо-западной части Черного моря в целом связывают с зарегулированием речного стока (Лосовская, 1984, 1987). Она проявляется в увеличении доли детритоядных животных (полихет, олигохет), обеднении видового состава сообщества. Снижается степень доминирования мидии. Есте-

венно, что эти неоднозначные явления требуют детализации в отношении реакции каждой группы организмов на конкретные причины и обоснования их антропогенного характера.

Очевидный механизм действия заморов на бентос — развитие резкой гипоксии, но причины их появления толкуются неоднозначно. Не вдаваясь в детали дискуссий, можно констатировать, что на сегодня ясна связь заморов с евтрофикацией. Не случайно параллельно с заморами происходит экспансия явления цветения воды в тех же районах моря. Евтрофикация усиливает расход кислорода на окисление органического вещества у дна и на дне. Антропогенные причины евтрофикации — увеличивающееся попадание в море биогенных элементов и органических соединений.

Наряду с изложенным возможны также изменения в характере стратификации вод, снижающие вертикальный водообмен в придонном слое и усиливающие тем самым вероятность и степень заморных явлений.

По данным наблюдений из подводных аппаратов опишем детальную картину замора на одной из мидийных банок Каркинитского залива. В конце августа 1978 г. поселения мидии здесь были в нормальном состоянии. Покрытие дна моллюсками составляло 30–50 %. В дночерпательных сборах численность мидии колебалась в пределах 80–2270 экз/м²; биомасса 500–1600 г/м². Преобладали моллюски длиной 15–20 мм, но в значительном количестве встречались особи и старшего возраста (до 90 мм длиной). Встречаемость мидий составляла 100 %. В сборах присутствовала и модiola (до 16 экз/м²).

В октябре того же года наблюдали последствия замора, начавшегося в промежутке времени сентябрь–октябрь. Горизонтальная видимость у дна резко снизилась (до 0,5 м и менее) из-за большого количества взвеси. Вся поверхность дна и эпибентос были покрыты слоем детрита толщиной 1–3 см. Местами на грунте встречались темные пятна диаметром до метра, вероятно, обремененные своим возникновением сероводородному загрязнению поверхностного слоя осадка.

Створки мидии были открыты, мантийная полость забита илом и детритом. Мягкие ткани моллюсков находились на поздних стадиях разложения.

Наблюдения из подводного аппарата показали мозаичность замора. В одних местах моллюски погибли почти полностью, в других — выжили. В дночерпательных сборах на вершине банки живая мидия обнаружена на двух из пятнадцати станций. Всего найдено пять живых моллюсков длиной 20–30 мм.

Дальнейшие обследования этой банки дали представление о том, что происходит в послезаморный период. В марте 1979 г. в дночерпательных сборах, выполненных на всей площади банки, живые мидии найдены на 47 % станций. Плотность моллюсков составила до 14 экз/м², биомасса — до 43 г/м².

Преобладали особи длиной 35–40 мм, крупнее 50 мм мидия не обнаружена. Отмечено 3 экземпляра модиолы. Последующие съемки показали, что молодь мидий оседала в основном на створки погибших моллюсков. Иногда мидии длиной 2–3 см были сгруппированы в дружи. Через полтора года после замора (который здесь не был ежегодным) биомасса поселений еще не достигла дозаморного уровня из-за отсутствия крупных моллюсков.

О различии в реакции разных митилид на изменения условий, вызванных замором, свидетельствует тот факт, что численность фазеолины, модиолы и митилистера в процессе восстановления сообщества стала выше, чем в дозаморный период.

Интересно, что на не подвергшейся замору банке у мыса Тарханкут (на расстоянии 5–10 миль от банки, подвергшейся замору и на тех же глубинах) митилистер не встречен, фазеолины было значительно меньше, а мидии и модиолы — значительно больше.

Отмечены различия в особенностях пространственного распределения митилид на банке, испытывавшей замор. В процессе восстановления сообщества мидия появилась на всех участках банки и преобладала на ее вершине, где осадки более крупнозернистые. Митилистер появился на вершине и западных склонах банки. Оба вида *Modiolus* не встречались на северных склонах банки, причем фазеолина вселялась медленнее остальных видов митилид (по росту численности).

Эти особенности послезаморного заселения банки позволяют считать мидию более эврибионтной, чем другие виды, у каждого из которых найдены видовые отличия в реакции на условия в разных участках банки.

Падение концентрации растворенного в воде кислорода — не единственный фактор, угнетающий мидию в период замора, вызывающий ее элиминацию. Приведенные ранее материалы подводных наблюдений показали, что замор сопровождается оседанием на дно большого количества хлопьевидного рыхлого детрита. Иногда на дне появляются крупные пятна плесневидной пленки. Они могут быть следствием массовой гибели фауны. Что же касается возрастающей седиментации рыхлых хлопьев взвеси, то этот процесс угнетающе действует на мидию даже без резкой гипоксии. Моллюски оказываются погруженными в верхний слой осадка и теряют контакт с водой. Таким образом, появление большого количества органической взвеси на дне можно рассматривать как самостоятельный фактор деградации мидийных поселений. Сопровождающий заморы, этот фактор проявляется и по иным причинам антропогенного характера. Засыпание мидии тонкой взвесью препятствует жизнедеятельности этого вида независимо от органической или минеральной природы взвеси. Общее название этого процесса — заиление грунта, проявления которого обсуждаются далее.

10.4. ВЛИЯНИЕ ЗАИЛЕНИЯ ГРУНТА И ДОННЫХ ТРАЛЕНИЙ

Характер изменений в составе сообществ из загрязненных заливов и бухт часто косвенно свидетельствует о том, что загрязнение сопровождается заилением рыхлых грунтов. Увеличивается число видов, приуроченных обычно к илистым грунтам, растет их доля в общей биомассе.

Однако возможно и другое объяснение — виды с возрастающей биомассой являются типичными оппортунистами, получающими преимущество в нестабильных условиях. Во всяком случае, наличие заиления и причины его корреляции с общим загрязнением требуют дальнейшего изучения.

Следует отметить, что хлопьевидные агрегаты детрита, образованные в результате вызванного евтрофикацией цветения, при оседании на грунт создают малопроницаемое "покрывало". Его присутствие и толщину легко видеть из движущегося у дна аппарата. Детритный наиллок отличается окраской от основного грунта и легко срывается волной, создаваемой движением подводного аппарата.

Многочисленные в последние годы исследования агрегатов детрита в толще воды ("морского снега") свидетельствуют, что, несмотря на крупные размеры агрегатов и тенденцию к слипанию, они распадаются на мелкие частицы в батометрических пробах. Их нельзя обнаружить и при обычных методах работы с дночерпателем, геологической трубкой. То, что наблюдатель четко регистрирует как органический хлопьевидный наиллок на сформированном верхнем слое грунта, при анализах грунта воспринимается как повышение содержания органического вещества в верхнем слое осадка, увеличение доли мелких фракций. Действительно, хотя этот осевший "морской снег" может содержать много налипших на агрегаты крупных клеток водорослей, сами эти образования в значительной мере сформированы из частиц коллоидных размеров.

Трансформация осевшего детрита, по-видимому, довольно быстро делает его из автономного наиллка органичным компонентом верхнего слоя грунта, что можно рассматривать как его заиление. Но если детритный покров грунта длительно существует за счет непрерывной седиментации агрегатов, то для обитателей бентали, в частности митилид, это нужно считать заилением, специфическим по экологическому эффекту. Иллюстрируем это материалами подводных наблюдений.

На траверзе мыса Тарханкут в 1982 г. на неоднократно обследованных до того участках дна обнаружили появление слоя ила толщиной от 0,5 до 9 см (Рубинштейн и др., 1987). Если в 1981 г. покрытие дна мидиями на этих местах приближалось к 100 %, то после заиления упало до 30. Живая мидия сохранилась в форме пятен площадью от 0,5 до 10–15 м², приуроченных к положительным формам микро-рельефа.

Встречаемость мидии в дночерпательных сборах упала со 100 % в 1981 г. до 48 в 1982 г., средняя численность — с 317 до 50 экз/м², биомасса — с 600 до 206 г/м². В основном погибли мелкие моллюски, в первую очередь, погребенные под покровом ила. Другая причина малочисленности молоди — прекращение пополнения. Личинки потеряли возможность оседать на грунт, не утопая в рыхлом наилке.

Серия из семи станций на глубинах 23–35 м выполнена на обсуждаемой мидийной банке в августе 1982 г. (Повчун, 1986). Доминирующим видом была здесь не мидия, но асцидия *Eugira adriatica*. Мидия встречена только на трех станциях, модиола — на одной. Фазеолина и митилястер не обнаружены. Средняя численность мидии составила 3 экз/м², биомасса 89 г/м². Молодь мидии отсутствовала.

При многолетних подводных обследованиях бентали северо-западной части моря локальные заиления мидийных поселений отмечались неоднократно. При легком заилении моллюски слегка припорошены илом, при толщине ила более 3 см поселения мидии явно деградируют.

Признаки внезапного и сильного заиления могут появляться и вне связи с цветением фитопланктона и седиментацией органических агрегатов. Это было выявлено сотрудниками Азовско-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии при исследовании экологических последствий донных тралений. Обширная программа выполнялась на четырех полигонах в районе все того же мыса Тарханкут (Самышев и др., 1981; Рубинштейн и др., 1982). Было обнаружено, что траления вызывают подъем в толщу воды большого количества взвеси. Тонкодисперсные ее фракции в стратифицированной воде образуют слои повышенной мутности. Взвесь переносится течениями на большие расстояния и при оседании, возможно, может вызывать заиление мидийных банок.

Очевидно, что подобный эффект может вызывать ресуспензия донного ила, вызванная иными причинами, а не только тралениями.

Таким образом, в литературе по экологии бентоса Черного моря термин заиление используется в двух смысловых вариантах. Обычно (на основе данных гранулометрического состава) подразумевается повышение доли илистых фракций в верхнем слое осадка. Экологами это воспринимается как заиление субстрата под моллюсками-эпибионтами. Исследования с применением подводных аппаратов показали, что заиление может происходить в форме интенсивного (залпового либо длительного) засыпания моллюсков илом сверху. Если на заиленный субстрат некоторые митилиды не могут оседать, то интенсивное заиление сверху лишает моллюсков контакта с водной толщей, погребает их заживо.

Ресуспензия ила и его повторное осаждение наносят вред поселениям моллюсков. Но прежние условия, вероятно, восстанавливаются довольно быстро. Заиление грунта, связанное с постоянным загрязнением акватории, евтрофикацией пелагиали, может быть необратимым.

Как показали исследования экологических сукцессий, вызванных заилением (Повчун, 1986), сообщества мидии, в зависимости от конкретных условий, сменяются другими. Доминирование переходит к более устойчивым к этому фактору членам того же сообщества (некоторые моллюски, полихеты). В других случаях доминантом становятся приуроченные к илистым грунтам вселенцы из других местообитаний. При значительном заилении дна мидия не только перестает быть доминирующим видом, но вообще исчезает из данного участка.

Напомним, что при заморах сообщества мидии выглядят несколько иначе — остаются мидийными (при доминировании сеголеток), но обедняется их видовая структура. Отсюда понятно, почему страдают от антропогенной нагрузки, в первую очередь, моллюски, обитающие на рыхлых грунтах. На скальных субстратах вблизи берегов, при заселении вертикальных поверхностей действие некоторых вредоносных факторов ослаблено или сведено к нулю. Засыпание илом невозможно из-за подвижности воды, гипоксия также не развивается в этих условиях. Рыхлые грунты легко аккумулируют загрязнения, что ухудшает жизнедеятельность бентоса.

Деградация мидийных поселений, сокращение средней продолжительности их жизни сопровождаются понижением общего репродуктивного потенциала мидии, так как наиболее плодовиты крупные моллюски. Это должно отражаться на общем пуле личинок и на вероятности быстрого заселения субстратов, пополнения поселений.

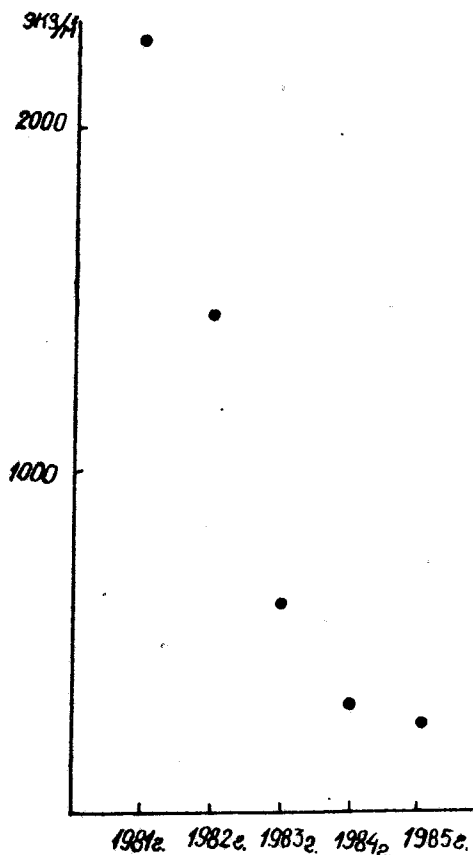
10.5. ИЗМЕНЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ЛИЧИНОК МИДИИ

Высокая плодовитость мидии даже при значительном сокращении общей численности половозрелых моллюсков обеспечивает воспроизводство вида. Вероятно, условия пополнения поселений молодью со временем ухудшились против оптимальных, но заметить соответствующие изменения популяций трудно.

Численность личинок в планктоне испытывает сильные сезонные и пространственные колебания, пики обилия в разные годы флуктуируют во времени. Поэтому судить о характере антропогенных влияний на численность личинок мидии сложно.

Тем не менее многолетние исследования меропланктона у румынского побережья Черного моря позволили сделать вывод, что в 70-е годы XX в. усилились флуктуации обилия личинок мидии, вызванные разными причинами (Petran, 1977). Так, холодная зима 1971–1972 гг. привела к сокращению поселений взрослых моллюсков и к снижению обилия велигеров. В 1972 г. в июне их было гораздо меньше, чем в 1960–65 гг. То же произошло и в 1974 г.

В 1975 г. произошла массовая гибель донных поселений в связи с цветением воды, вызванным вспышкой развития *Exuviaella cordata*



Р и с. 82. Изменение максимальной численности личинок митилид в планктоне у выхода из Севастопольской бухты

сопоставили максимальную для каждого года численность (рис. 82). За 4 года она снизилась почти в 10 раз, что весьма красноречиво отражают изменения в размножении локальных поселений мидии.

В итоге численность личинок была весьма низкой как в 1975, так и 1976 годах.

Сопоставление количества личинок всех *Bivalvia* за август–сентябрь разных лет (район Калиакра – Аджиджи, слой 0–10 м) показало следующее: 1957 г. – 8 тыс. экз/м³ (Киселева, 1965), 1973 г. – 51,5 (Petrap, 1977), 1984 г. – 1,2 (Мурина, Казанкова, 1987). Такое колебание в численности особей трудно объяснить.

Характерны результаты сезонного многолетнего контроля численности личинок мидии в планктоне Севастопольской бухты. Пробы регулярно брали в одной точке, расположенной недалеко от входа в бухту. В этом случае пространственный перенос личинок относительно мал, их количество теснее связано с размножением локальных поселений скаловой мидии. По материалам учета, предоставленным Г.А.Доброотиной, чтобы исключить влияние смещения сезонных пиков обилия от года к году,

10.8. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У МИДИИ

Поселения скаловой мидии существуют в местообитаниях с довольно значительным уровнем тех или иных загрязнений. Это отражает выносливость моллюсков этого вида, но не свидетельствует о сохранении ими нормальных морфофизиологических признаков. Исследования показали существенные изменения в индивидуальных про-

порциях мягких тканей и раковины мидий в интегральных, "необратимых" признаках) под влиянием постоянного загрязнения.

Характерны результаты сравнения двух выборок из поселений, взятых на расстоянии 200 и 1800 м от места выпуска городских стоков Севастополя. Исследована скаловая мидия с глубины 1–1,5 м (Шадрин, Лежнев, 1990).

В более загрязненной точке отмечено снижение доли молодежи и общее упрощение размерной структуры. Зависимость ширины и высоты раковины от длины описана линейным уравнением. При этом найдено достоверное различие угловых коэффициентов уравнений для двух выборок, что отражает изменение пропорций мидии под влиянием загрязнения. Достоверно различались также значения показателя степени в уравнениях, связывающих массу раковины и мягких тканей с длиной моллюска.

Заметное влияние постоянного загрязнения установлено при исследовании гонад. В менее загрязненном участке они были развиты у 37 % моллюсков длиной 2–2,5 см и у 50 % особей длиной 2,5–3 см. Ближе к источнику загрязнения среди моллюсков длиной 3–3,5 см гонады имелись у 80 %, но у всех особей менее 3 см они неразличимы. Гонадный индекс, выраженный как отношение массы гонад к массе мягких тканей, на удалении от источника загрязнения возрастал пропорционально длине моллюска в степени 0,9, вблизи источника показатель степени снизился до 0,4.

В районах с повышенной антропогенной нагрузкой в мягких тканях мидии в 3–5 раз повышается концентрация каротиноидов, в 2 раза возрастает относительное содержание белка и некоторых аминокислот особенно у молодых моллюсков (Анцупова и др., 1983; Анцупова, Руснак, 1986).

В загрязненных нефтью бухтах содержание углеводородов в мягких тканях мидии на порядок выше обычного. При этом особи длиной 20–30 мм накапливают этих соединений в 3–5 раз больше (на единицу сырой массы), чем моллюски размером 40–50 мм (Миронов, Щекатурина, 1983).

Крупные мидии в опытах обнаруживают большую выносливость к дефициту кислорода, чем мелкие, переживают понижение его концентрации до 10 % (Боровинский, 1987). Однако гипоксия приводит к снижению суточного прироста особи, а при снижении концентрации кислорода до 10 % рост прекращается (Карпевич, Спичак, 1979).

Примеры физиологических и биохимических откликов черноморской мидии на разные уровни загрязнения среды отдельными токсикантами, их накопления в тканях, влияния на гаметогенез и размножение в публикациях весьма многочисленны. Они свидетельствуют о проявлении у мидии патологических признаков при повышении порогового уровня загрязнений. Сравнение экспериментальных данных с

достигнутым уровнем загрязнений разных районов моря, особенно заливов и бухт, не оставляет сомнений в угнетении сохранившихся поселений вида.

10.7. СОКРАЩЕНИЕ ОБЩИХ ЗАПАСОВ МИТИЛИД

Рассмотренные варианты и этапы реакции митилид на усиление антропогенной нагрузки показывают разнообразие их ключевых факторов, механизмов действия. Различаются и локальные последствия для видов митилид, сообществ зообентоса. Но в масштабах всего моря и больших его районов суммарное разрушительное действие антропогенных факторов прослеживается по изменению общих запасов митилид.

Расчеты биомассы фазеолины и модиолы делались лишь отрывочно, для небольших районов моря. У берегов Карадага запасы фазеолины принимали на уровне 38 тыс. т (Бекман, 1952), у Гудауты — 26 тыс. т (Иванов, 1962б). В Керченском предпроливном районе насчитывали 8 тыс. т фазеолины и 89 модиолы (Иванов, 1968б).

Характер распределения и биомасса иловой мидии в Черном море в течение первой половины XX в. считались относительно стабильными (Желтенкова, 1962). У советских берегов общие запасы мидии в 60-е годы оценивали в 9—12 млн т (Иванов, 1962а; Литвиненко, 1987). Из них 96 % приходилось на северо-западную часть моря.

Заморы сокращают биомассу мидии вдоль западного побережья моря на 85—98 % (Зайцев и др., 1986). Восстановление в периоды между заморами за счет сеголеток не приближает биомассу до ранее регистрировавшихся величин.

Запасы мидии у берегов Румынии в настоящее время составляют 672 тыс. т, что значительно ниже уровня 50—60-х годов (Gotoiu, 1985). На шельфе Болгарии в 60-е годы запасы мидии оценивались в 300 тыс. т (Кънева-Абаджиева, Маринов, 1967). После начала заморов в 1974 г., они сократились постепенно в 10 раз (Иванов, 1984). У советских берегов, по имеющимся расчетам, биомасса мидии сократилась до 6 млн т, причем более 90 % запасов приходится на особи менее 50 мм длиной. У берегов Кавказа в 1985 г. на характерных для иловой мидии глубинах эта форма встречена на 6 станциях из 200 (Литвиненко, 1987).

Учитывая долю пояса иловой мидии в суммарной биомассе бентали моря, вклад ее в продукцию зообентоса и роль в процессах биофильтрации, такое снижение запасов наносит ущерб не только развитию данного вида, но и экосистеме моря в целом.

Омолождение поселений в зонах заморов при продукционных расчетах отчасти компенсирует падение биомассы за счет возрастания средней удельной продукции. Но при этом следует учитывать колос-

сальные потери в производстве личинок, которые являются заметным звеном в сообществах пелагиали и должны обеспечивать бесперебойное пополнение донных поселений мидии.

Даже основные экологические последствия быстрой деградации поселений доминирующих моллюсков на больших площадях бентали пока невозможно назвать из-за недостаточной изученности. Но масштабы и темпы изменений свидетельствуют, что разрушение веками складывающихся связей, соотношений звеньев и потоков в экосистеме моря несомненно велико.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аболмасова Г.И. Скорость роста черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в экспериментальных условиях // Экология моря. — 1987. — Вып. 25. — С. 62–70.
- Аболмасова Г.И. Соматический рост // Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — В печати.
- Александров Б.Г. Суточная динамика вертикального распределения личинок массовых видов двусторчатых моллюсков Черного моря // Моллюски, результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — Сб. 8. — С. 355–356.
- Александров Б.Г. Экологические аспекты распределения и развития личинок обрастателей в северо-западной части Черного моря : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1988. — 22 с.
- Алиев А.Д. К биологии *Brachiodontes (Mytilaster) lineatus* (G.-m.) в Каспии // Гидробиологические и ихтиологические исследования в южном Каспии и внутренних водоемах Азербайджана. — Баку, 1965. — С. 36–40.
- Алимов А.Ф. Некоторые общие закономерности процесса фильтрации у двусторчатых моллюсков // Журн. общ. биол. — 1969. — 30, № 5. — С. 621–631.
- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1981. — 96. — 248 с.
- Андрусов Н.И. О характере и происхождении сарматской фауны // Горн. журн. — 1891. — 1, № 2. — С. 241–280.
- Анциупова Л.В., Петкевич Т.А., Степанюк И.А., Лисовская В.И., Головенко В.К. О возможности использования некоторых биохимических показателей в биомониторинге // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма: Тез. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию города-героя Севастополя. — Севастополь, 1983. — С. 37–38.
- Анциупова Л.В., Руснак Е.М. Каротиноиды черноморской мидии // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. : Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 176–177.
- Арнольди Л.В. *Mytilaster lineatus* в Каспийском море // Тр. 1-й Всекаспийской научно-рыболовной конф. — М., 1938. — Т. 2. — С. 26–32.
- Арнольди Л.В. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море. I. Южный берег Крыма // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1941. — 7. — Вып. 2. — С. 94–113.
- Арнольди Л.В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1949. — 7. — С. 127–192.
- Архангельский А.Д., Страхов Н.М. Геологическое строение и история развития Черного моря. — М. : Изд-во АН СССР, 1938. — 226 с.
- Бабинец А.Е., Емельянов В.А., Митропольский А.Ю. Физико-механические свойства донных осадков Черного моря. — Киев : Наук. думка, 1981. — 281 с.
- Бекман М.Ю. Материалы для количественной характеристики донной фауны Черного моря у Карадага // Тр. Карадаг. биол. станции. — 1952. — Вып. 12. — С. 50–67.

- Бергер В.Я., Кулаковский Э.Е., Куниин Б.Л., Луканин В.В., Ошурков В.Р.* Экология и перспективы культивирования мидий в Белом море // Исследование мидий Белого моря / АН СССР : Зоол. ин-т. — Л., 1985. — С. 98—114.
- Бобко Н.И., Золотарев П.Н., Малахов В.П., Петров В.П., Повчун А.В., Повчун А.С.* и др. Массовые виды донных беспозвоночных Каркинитского залива Черного моря и условия их обитания // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным. Севастополь, апр. 1986 г.: Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 185—186.
- Богучарскова Г.И.* Интенсивность питания азовского моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. — Л., 1979. — С. 20—22.
- Боровинский П.Г.* Влияние концентрации кислорода в морской воде на интенсивность дыхания черноморских мидий // Моллюски, результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — Сб. 8. — С. 272—273.
- Брайко В.Д.* Обращение в Черном море. — Киев : Наук. думка, 1985. — 124 с.
- Брайко В.Д., Дерешкевич С.С.* Сезонные изменения в дыхании мидий // Биология моря. — 1978. — Вып. 44. — С. 31—36.
- Булатов К.В.* Хромосомный полиморфизм черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) // Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения : Автореф. докл. — Л., 1983а. — Сб. 7. — С. 71—72.
- Булатов К.В.* Фенетический состав мидийных поселений из различных бухт Крымского побережья // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма; Тез. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию Севастополя. — Севастополь, 1983б. — С. 139—140.
- Булатов К.В., Иванов В.Н.* Кариотип черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Цитология и генетика. — 1981. — № 6. — С. 69—71.
- Валова Н.А.* О распределении молоди черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в друзах // Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. — Л.: Б. и., 1979а. — С. 31—32.
- Валова Н.А.* О формировании поселений *Mytilaster lineatus* в прибрежной зоне Черного моря // Биология моря. — 1979б. — Вып. 48. — С. 48—52.
- Валова Н.А.* Формирование поселений черноморских мидий и митиластера в связи с особенностями биотопа : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1981. — 23 с.
- Валова Н.А.* Сравнительная морфология *Mytilaster lineatus* (Gmelin) из разных популяций // Морфология, систематика, филогения и экогенез двустворчатых моллюсков : Тез. докл. Всесоюз. совещ. [Москва, 26—28 нояб. 1984 г.] — М., 1984. — С. 16—17.
- Валова Н.А., Казанкова И.И.* Вертикальное распределение черноморской мидии на сваях // Донные сообщества и морские обростания (Биология моря, вып. 48). — Киев : Наук. думка, 1979. — С. 53—54.
- Валова Н.А., Холодов В.И.* Оптимизации выращивания черноморских мидий // Состояние, перспективы улучшения и использования экологической системы прибрежной части Крыма : Тез. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию Севастополя. — Севастополь, 1983. — С. 140—142.
- Вижевский В.И.* Сезонная динамика роста мидий *Mytilus galloprovincialis* в Керченском проливе // Моллюски, результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — Сб. 8. — С. 398—399.
- Виноградов А.К.* Хлорогалинная зона 22—26 ‰ в морских экосистемах // 5 съезд ВГБО, Тольятти, 15—19 сент. 1986 г.: Тез. докл. — Куйбышев, 1986. — Ч.1. — 64—65.
- Виноградов А.К.* Эколого-токсикологические аспекты соленостной устойчивости фауны Черного моря : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Севастополь, 1987. — 48 с.
- Виноградов А.К., Лосовская Г.В., Каминская Л.Д.* Краткий обзор видового состава фауны беспозвоночных северо-западной части Черного моря // Биология северо-западной части Черного моря. — Киев : Наук. думка, 1967. — С. 177—201.

- Виноградова З.А. Материалы по биологии черноморских моллюсков // Тр. Карадаг. биол. станции. — 1950. — Вып. 9. — С. 100–158.
- Воробьев В.П. Мидии Черного моря // Тр. Азов.-Черномор. НИИ мор. рыб. хоз. и океанографии. — 1938. — Вып. 11. — С. 3–30.
- Воробьев В.П. Бентос Азовского моря // Там же. — 1949. — Вып. 13. — 193 с.
- Воскресенский К.А. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря // Тр. ГОИН. — 1948. — Вып. 6(18) — С. 55–120.
- Галкина В.Н., Кулаковский Э.Е., Кукин Б.Л. Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология. — 1982. — 22, вып. 2. — С. 125–130.
- Гоголев А.Ю. Морфо-экологические адаптации *Mytilus coruscus* Gould к обитанию в прибойной зоне // Морфология систематика, филогения и экогенез двустворчатых моллюсков: Тез. докл. Всесоюз. совещ. [Москва, 26–28 нояб. 1984 г.] — М., 1984. — С. 18–19.
- Горомосова С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1984. — 119 с.
- Горомосова С.А., Таможня В.А. Дыхание и экскреция метаболитов как показатели функционирования популяции мидий // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 206–207.
- Грезе В.Н., Балдина Э.П., Билева О.К. Динамика численности и продукции основных компонентов зоопланктона в неритической зоне Черного моря // Биология моря. — 1971. — 24. — С. 12–49.
- Гурьянова Е.Ф. К вопросу о составе и распределении бентоса Чешской губы // Тр. Ин-та по изучению Севера. — 1929. — 43. — С. 58–98.
- Дерюгин К.М. Фауна Белого моря и условия ее существования. — Л.: Изд-во Гос. Гидр. ин-та, 1928. — 511 с.
- Долгопольская М.А. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1954. — 8. — С. 155–173.
- Долгопольская М.А. Биология морских обрастаний // Вопросы экологии. — Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1957. — С. 203–212.
- Долгопольская М.А. Развитие обрастаний в зависимости от глубины погружения в отдаленном от берега участке Черного моря в районе Крыма // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1959. — 12. — С. 191–208.
- Драголи Л.В. К вопросу о взаимосвязи между вариациями черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. — Киев: Наук. думка, 1966. — С. 3–15.
- Дрегольская И.Н. Отношение некоторых видов двустворчатых моллюсков к изменению температуры, солёности и газового режима // Тр. Карадаг. биол. станции. — 1961. — 17. — С. 52–61.
- Желтенкова М.В. Распределение и запасы мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в северо-западной части Черного моря по съемке 1958 г. // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1962. — 12. — С. 375–400.
- Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. — Киев: Наук. думка, 1972. — 148 с.
- Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. — Киев: Наук. думка, 1983. — 205 с.
- Заика В.Е. Балансовая теория роста животных. — Киев: Наук. думка, 1985. — 191 с.
- Заика В.Е., Валовая Н.А. Оценка предельной биомассы черноморской мидии для разных условий // Экология моря. — 1985. — 21. — С. 46–51.
- Заика В.Е., Макарова Н.П. Продукция зообентоса Черного моря // Там же. — 1990. — 34. — Вып. 34. — С. 82–87.
- Зайцев Ю.П. Морская нейстонология. — Киев: Наук. думка, 1970. — 263 с.
- Зайцев Ю.П., Сальский В.А., Никитина В.Б., Чиликина Н.С. Флуктуация численности и биомасса мидии и мидий в северо-западной части Черного моря // IV Все-

союз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. : Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 218–219.

Захваткина К.А. Личинки двусторчатых моллюсков Севастопольского района // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1959. — 11. — С. 108–152.

Захваткина К.А. Фенология личинок двусторчатых моллюсков Севастопольской бухты // Там же. — 1963. — 16. — С. 173–175.

Захваткина К.А. Личинки двусторчатых моллюсков // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1972. — 3. — С. 250–270.

Зевина Г.Б. Обрастания в морях СССР. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1972. — 213 с.

Зенкевич Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря. М. : Сов. наука, 1947. — Т. 2. — 588 с.

Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. импер. Акад. наук. — 1913. — 32, № 1. — С. 1–299.

Золотарев В.Н., Шурова Н.М., Варигин А.Ю. Особенности роста мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. в различных районах Черного моря // Моллюски, результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — Сб. 8. — С. 397.

Золотуцкий А.П., Штырина Л.Ф. Предварительные бионормативы по культивированию мидий в условиях опытно-промышленного хозяйства // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма : Тез. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию Севастополя. — Севастополь, 1983. — С. 152–153.

Иванов А.В. Морфология мидии Грея // Биология мидии Грея. — М. : Наука, 1983. — С. 7–15.

Иванов А.И. Запасы и распределение промысловых моллюсков (мидий и устриц) у советских берегов Черного моря // Вопр. экологии. — 1962а. — 5. — С. 79–81.

Иванов А.И. Количественное распределение моллюсков рода *Modiolus* (*M. phaseolinus* Philippi, *M. adriaticus* Lmk.) у Кавказских берегов Черного моря // Докл. АН СССР. — 1962б. — 144, № 4. — С. 911–913.

Иванов А.И. Изучение роста черноморских мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) при помощи подводных наблюдений // Зоол. журн. — 1965. — 44, вып. 2. — С. 178–185.

Иванов А.И. Рост черноморских мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) на Одесской банке // Гидробиол. журн. — 1967. — 3, № 2. — С. 20–25.

Иванов А.И. Размножение и рост промысловых моллюсков (мидий, устриц) в Черном море // Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. — М. : Наука, 1968а. — С. 115–118.

Иванов А.И. Распределение и запас моллюсков рода *Modiolus* в Керченском предпроливном пространстве Черного моря // Гидробиол. журн. — 1968б. — 4, № 2. — С. 67–69.

Иванов В.И., Холодов В.И., Пиркова Н.В. и др. Биология культивируемых мидий. — Киев : Наук. думка, 1989. — 100 с.

Иванов Л. Биологические ресурсы Черного моря // Изв. Ин-та рыб. ресурсы, Варна. — 1984. — 21. — С. 81–89.

Иванова Л.М. Связь размеров и весовых показателей у каспийских моллюсков — средиземноморских вселенцев // Гидробиол. журн. — 1969. — № 2. — С. 52–55.

Казанкова И.И. Особенности оседания мидий и митилиастера на искусственные субстраты в Б.Ласпи-Батилиман // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. : Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 230–231.

Касьянов В.П., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. Личинки морских двусторчатых моллюсков и иглокожих. — М. : Наука, 1983. — 214 с.

Кутепов А.Ф., Спичак С.К. Влияние дефицита кислорода на выживание и рост черноморских моллюсков-аутоакклиматизантов Азовского моря // Промысловые двусторчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. — Л., 1979. — С. 60–61.

- Киселева Г.А.* Распределение личинок полихет и моллюсков в планктоне Черного моря // Бентос. — Киев : Наук. думка, 1965. — С. 38–47.
- Киселева Г.А.* Факторы, стимулирующие метаморфоз личинок двусторчатого моллюска *Brachyodontes lineatus* (Gmelin) // Зоол. журн. — 1966. — 45, вып. 10. — С. 1571–1573.
- Киселева Г.А.* Некоторые вопросы экологии личинок черноморской мидии // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. — Киев : Наук. думка, 1966. — С. 16–20.
- Киселева Г.А.* Влияние субстрата на оседание и метаморфоз личинок бентосных животных // Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. — Киев : Наук. думка, 1967. — С. 71–84.
- Киселева Г.А.* Размножение и развитие скальной и иловой мидии в Черном море // Биология моря. — 1972. — Вып. 26. — С. 88–98.
- Киселева М.И.* Структура биоценозов рыхлых грунтов Черного моря : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Севастополь, 1976. — 41 с.
- Киселева М.И.* Формирование бентосных сообществ в экспериментальных условиях // Биология моря. — 1979. — 51. — С. 28–36.
- Киселева М.И.* Бентос рыхлых грунтов Черного моря. — Киев : Наук. думка, 1981. — 165 с.
- Киселева М.И., Славина О.Я.* Качественный состав и количественное распределение макро- и мейобентоса у побережья северного Кавказа // Бентос. — Киев : Наук. думка, 1965. — С. 62–80.
- Консулов А.* Разпределението на личинките на мидите в Черно море пред българския бряг // Рибно стопанство. — 1980. — 27, № 3. — С. 24–26.
- Красота Л.Л.* О зависимости процесса фильтрации воды черноморскими мидиями от экологических факторов среды // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. : Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 241–242.
- Крук Л.С.* Исследование скорости фильтрации черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*) в зависимости от концентрации пищи, массы тела и температуры воды // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. : Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 244–245.
- Кузнецов А.П., Козака М., Исбаси И.* Размерные характеристики жабр и лабиальных пальцев некоторых морских двусторчатых моллюсков // Зоол. журн. — 1980. — 59, вып. 2. — С. 175–180.
- Кутищев А.А., Дроздов А.В.* Гермафродитизм и половая структура популяции *Crepidomylus grayanus* Dunker // Вестник Моск. ун-та. Сер. 6. — 1974. — № 6. — С. 11–13.
- Кухтаркова Е.А., Ковригина Н.П., Бобко Н.И.* Гидрохимическая характеристика вод бухты Ласпи района культивирования морских гидробионтов // Рациональное использование ресурсов моря: Материалы конф., Севастополь, дек. 1984 г. / АН УССР ИНБЮМ. — Севастополь, 1984. — Ч. 2. — С. 232–239. — Деп. в ВИНТИ, апр. 1985, № 2556.
- Кънева-Абаджиева В.* Изследване на зообентоса на Варненския залив с оглед на мелкотелите и малакостраките // Тр. Н-и. ин-т рибарство и рибна пром-ст. — Варна, 1960. — 2. — С. 173–193.
- Кънева-Абаджиева В., Маринов Г.И.* Разпределение на зообентоса пред Българското черноморско крайбрежие // Тр. Цент. науч.-изслед. ин-т по рибовод. и рибол. — София, 1960. — 3. — С. 117–161.
- Кънева-Абаджиева В., Маринов Т.* Разпределение на черната морска мидя и състоянието на нашия мидолов // Изв. НИИ рибно стоп. и океаногр. — Варна, 1967. — 8. — С. 71–79.
- Лебедев Е.М.* Об изменчивости формы у некоторых видов морских сидячих организмов // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1959, — 64. (1). — С. 158–159.

- Лебедев Е.М. К экологии, тафономии и изменчивости раковин двустворок // Морфология, систематика и экогенез двустворчатых моллюсков: Тез. докл. Всесоюз. совещ. [Москва, 26–28 нояб. 1984 г.] – М., 1984 г. – С. 116–120.
- Литвиненко Н.М. Современное состояние запасов *Mytilus galloprovincialis* Lam. в Черном море и перспективы их промыслового использования // Моллюски, результаты и перспективы их исследования : Автореф. докл. – Л., 1987. – Сб. 8. – С. 428–429.
- Логачев В.С., Повчун А.С., Заика В.Е. Макродетрит, прозрачность и мидийные поселения // Биология моря. – 1990. – № 6. – С. 20–27.
- Лосовская Г.В. Некоторые особенности современного состояния зообентоса северо-западной части Черного моря // Биология моря. – 1977. – Вып. 43. – С. 25–32.
- Лосовская Г.В. Сукцессии донных сообществ северо-западной части Черного моря в условиях антропогенного воздействия // Природная среда и биол. ресурсы морей и океанов: Тез. докл. Всесоюз. конф. [Ленинград, май 1984 г.] – Л., 1984. – С. 119–120.
- Лосовская Г.В. Донные биоценозы северо-западной части Черного моря в условиях антропогенного воздействия // Гидробиол. журн. – 1987. – 23, № 1. – С. 21–25.
- Лукашева Т.А. Рационы черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* // Моллюски, результаты и перспективы их исследований: Автореф. докл. – Л., 1987. – Сб. 8. – С. 286–287.
- Маккавеева Е.Б. Митилиды эпифитона Черного моря / ИНБЮМ АН УССР. – Севастополь, 1988. – 27 с. – Деп. в ВИНТИ 2.08.88, № 6568. – В.
- Максимович Н.В., Ведерников В.М. Экология личинок *Mytilus edulis* L. в губе Чу-па (Белое море) // Экологические исследования донных организмов Белого моря АН СССР. Зоол. ин-т. – Л., 1986. – С. 30–35.
- Матвеева Т.А. Биология *Mytilus edulis* L. Восточного Мурмана // Тр. Мурманской биол. станции. – 1948. – 1. – С. 215–241.
- Милашевич К.О. Моллюски русских морей. 1. Моллюски Черного и Азовского морей. – Пг., 1916. – 312 с.
- Миловидова Н.Ю. Сезонная и годовая динамика кормового бентоса в Новороссийской бухте // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. – Киев : Наук. думка, 1966. – С. 90–101.
- Миловидова Н.Ю. Рост мидий в Новороссийской бухте // Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. – Ростов н/Д, 1973. – С. 78–81.
- Миловидова Н.Ю. Количественная характеристика мидий и митилястеров гидротехнических сооружений и их роль в самоочищении портовых акваторий // Экология моря. – 1986. – Вып. 23. – С. 78–83.
- Миловидова Н.Ю., Кирюхина Л.Н. Черноморский макрозообентос в санитарно-биологическом аспекте. – Киев : Наук. думка, 1985. – 101 с.
- Миронов Г.Н. Филтрационная работа и питание мидий Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1948. – 6. – С. 338–352.
- Миронов О.Г., Щекатурина Т.Л. Опыт использования мидий в биомониторинге углеводородного загрязнения Севастопольских бухт // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма : Тез. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию г. Севастополя. – Севастополь, 1983. – С. 19–20.
- Михайлова Т.В., Петров А.Н., Повчун А.С. Расчет площади поверхности раковин некоторых видов черноморских двустворчатых моллюсков // ИНБЮМ АН УССР. – Севастополь, 1987. – 6 с. – Деп. в ВИНТИ 20.11.87, № 8730–В87.
- Монин В.Л., Золотницкий А.П. Половая структура и величина индивидуальной плодovitости черноморских мидий (*Mytilus galloprovincialis*) и устрицы (*Ostrea edulis*) // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным : Тез. докл. [Севастополь, апр. 1986 г.] – М., 1986. – Ч. 2. – С. 261–262.

- Монин В.Л., Крук Л.С., Хребтова Т.В. Фильтрационная активность черноморских мидий и устриц // Биология шельфовых зон Мирового океана. — Владивосток, 1982. — Ч. 1. — С. 152–153.
- Монин В.Л., Моница О.Б., Хребтова Т.В. Личиночное развитие некоторых двусторчатых моллюсков Черного моря // Моллюски, результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — Сб. 8. — С. 353–355.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Общая характеристика фауны Черного и Азовского морей // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1972. — 3. — С. 316–324.
- Мурина Г.В., Казанкова И.И. Личинки донных беспозвоночных в планктоне Черного моря // Экология моря. — 1987. — Вып. 25. — С. 30–37.
- Невесская Л.А. Определитель двусторчатых моллюсков морских четвертичных отложений черноморского бассейна // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. — 1963. — 96. — 211 с.
- Невесская Л.А. Позднечетвертичные двусторчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. — М. : Наука, 1965. — 390 с.
- Некрасова М.Я., Закутский В.П. Биocenоз мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. в Азовском море // Промысловые двусторчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. — Л., 1979. — С. 91–92.
- Несис К.Н. Донные биocenозы Керченского пролива // Сборник работ студенческого научного общества Черского технического института рыбной промышленности и хозяйства. — М., 1957. — С. 3–11.
- Никитин В.Н. Гудаутская устричная банка // Тр. науч. рыбохоз. и биол. станции Грузии. — 1934. — 1, вып. 1. — С. 51–179.
- Никитин В.Н., Турпаева В.П. Процессы обростания в Черном море. Оседание личинок в районе Геленджика // Докл. АН СССР. — 1958. — 121, № 2. — С. 172–174.
- Николаенко С.М. Кормовая база и питание *Mytilus galloprovincialis* Lam. в Азовском море // Моллюски, результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — Сб. 8. — С. 287–288.
- Остроумов А.А. Предварительный отчет об участии в Черноморской глубоководной экспедиции 1891 г. // Зап. Новорос. о-ва естествоисп. — 1891. — 16, вып. 2. — С. 135–148.
- Остроумова Т.В., Лучинская Н.Н., Казакова Н.И. Способы регуляции гаметогенеза черноморской мидии (3-летние наблюдения) // Закономерности индивидуального развития животных организмов : Материалы 7 Всесоюз. совещ. эмбриологов. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 87.
- Паули В.Л. К биологии и анатомии *Modiolae phaseolinae* Philippi // Наук. зап. по биологии. — Днепропетровск, 1927. — С. 157–164.
- Переладов М.В. Динамика оседания мидий в Судакском заливе Черного моря // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г.: Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 271–272.
- Петров А.Н., Ревков Н.К. Изучение респираторной и фильтрационной активностей у двух видов моллюсков в зависимости от экологических особенностей мест обитания // Проблемы современной биологии / МГУ им. М.В.Ломоносова, Биологический факультет. — М., 1987. — С. 48–50. — Деп. в ВИНТИ, май 1987, № 66252–В87.
- Петров В.Л., Повчун А.С. Модельная промысловая мидийная банка в Каркинитском заливе Черного моря // Научно-технические проблемы развития марикультуры : Тез. докл. на III Всесоюз. совещ. — Владивосток, 1980. — Вып. 1. — С. 68–69.
- Петров В.Л., Повчун А.С. Типы мидийных поселений на черноморском шельфе // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма : Тез. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию г. Севастополя. — Севастополь, 1983. — С. 165–167.

- Петров В.П., Повчун А.С., Попов В.В.* Распределение мидии в Каркинитском заливе Черного моря по данным подводных исследований // *Экология моря*. — 1986. — Вып. 24. — С. 70–74.
- Петухов Ю.М.* Физико-географический подход к изучению бентоса (на примере Ялтинского залива Черного моря) // *Экология моря*. — 1986а. — Вып. 22. — С. 41–48.
- Петухов Ю.М.* Анализ донного населения Ялтинского залива Черного моря на физико-географической основе // *Экология моря*. — 1986б. — Вып. 23. — С. 30–34.
- Пиркова А.В.* Динамика созревания гонад и плодовитость самок *Mytilus galloprovincialis* в бухте Ласпи // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным: Севастополь, апр. 1986 г.: Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 275–276.
- Повчун А.С.* Структура донных сообществ Каркинитского залива Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1986. — 18 с.
- Просвилов Ю.В.* Формирование донного сообщества песчаного грунта / АН УССР ИНБЮМ. — Севастополь, 1987. — 22 с. — Деп. в ВИНТИ 06.02.87, № 900–В87.
- Ревков Н.К.* Рост и размножение *Mytilaster lineatus* у Крымского побережья Черного моря // Рациональное использование ресурсов моря — важный вклад в реализацию продовольственной программы: Материалы конф., Севастополь, 10–11 дек. 1984 г. — Севастополь, 1984. — Ч. 2. — С. 268–275. — Деп. в ВИНТИ 16.04.1985, № 2556.
- Ревков Н.К.* Размножение *Mytilaster lineatus* и *Modiolus phaseolinus* в Черном море // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г.: Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 283.
- Резниченко О.Г.* Фауна зарослей цистозеры Черного моря // Тр. Ин-та океанологии / АН СССР. — 1957. — 23. — С. 183–194.
- Романова З.А.* Сырая, сухая масса, зольность и калорийность // Биоэнергетика гидробионтов. — Киев: Наук. думка, 1990а. — В печати.
- Романова З.А.* Генеративный рост // Биоэнергетика гидробионтов. — Там же, 1990б. — С.
- Рубинштейн И.Г., Золотарев П.Н., Литвиненко Н.М.* Экологическое значение тралового промысла и драгирование моллюсков бентали Черного моря // Шельфы: проблемы природопользования и охраны окруж. среды: Тез. докл. 4-й Всесоюз. конф., Владивосток, 12–15 мая 1982 г. — Владивосток, 1982. — С. 150.
- Рубинштейн И.Г., Золотарев П.Н., Повчун А.С.* Влияние заиления на сообщество мидии в северо-западной части Черного моря / АН УССР ИНБЮМ. — Севастополь, 1987. — 16 с. — Деп. в ВИНТИ 15.12.1987, № 8729-В.
- Савилов А.И.* Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides* // Тр. Ин-та океанологии / АН СССР. — 1953. — 7. — С. 198–258.
- Сагайдачный А.Ю., Лучина Н.П.* Дыхание мидий северо-восточной части Черного моря / Ин-т океанологии АН СССР. — М., 1986. — 14 с. — Деп. в ВИНТИ 26.06.86, № 4681-В.
- Сагайдачный А.Ю., Лучина Н.П.* Цветовой полиморфизм и количественное распределение мидий на филлофоре, выращиваемой в садках // 3 съезд советских океанологов, секция биологии океана, Ленинград, 1987 г.: Тез. докл. — Л.: Гидрометеоздат, 1987. — Ч. 3. — С. 75–76.
- Садыхова И.А.* Биология мидий. (Обзор иностранной литературы) / ВНИРО. — М., 1964. — 44 с.
- Садыхова И.А.* К определению возраста дальневосточной мидии *Crenomytilus grayanus* Dunker // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. — М.: Наука, 1971. — С. 246–263.
- Садыхова И.А.* Структура популяций и относительный рост мидий в поселениях различного типа // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г.: Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 287–289.

- Садыхова И.А., Тегетаев Б.Д. Некоторые количественные характеристики мидий (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в донных поселениях в районе мыса Большой Утриш (северо-восточная часть Черного моря) // Моллюски, результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — Сб. 8. — С. 420—421.
- Сальский В.А. Промысловые моллюски северо-западной части Черного моря // Научная сессия Ин-та гидробиологии АН УССР на Одесской биол. станции 3—4 ноября 1958 г. : Тез. докл. — Одесса, 1958. — С. 17—19.
- Сальский В.А. К изучению обростаний затонувших судов при помощи водолазной техники // Науч. зап. Одесск. биол. станции. — 1962. — 4. — С. 66—71.
- Сальский В.А. Об изменении в фауне моллюсков в северо-западной части Черного моря в связи с заморными явлениями // Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма : Тез. докл. науч. — практ. конф., посвящ. 200-летию Севастополя. — Севастополь, 1983. — С. 177—178.
- Самышев Э.З., Рубинштейн И.Г., Золотарев П.Н. Об отрицательном воздействии донного тралового промысла шпрота на биоценозы Черного моря или к вопросу о совершенствовании способа лова шпрота // Мат. семинара ихтиологов Азово-Черном. бассейна. — Одесса, 1981. — С. 42—43.
- Санина Л.В. Предварительная оценка пищевых потребностей северокаспийских моллюсков-фильтраторов // Тр. ВНИИ мор. рыб. х-ва и океанографии. — 1975. — 107. — С. 43—47.
- Санина Л.В. Некоторые закономерности в питании двусторчатых моллюсков-фильтраторов // Моллюски, результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — Сб. 8. — С. 278—280.
- Свешников В.А., Кутищев А.А. Структура жизненного цикла дальневосточной мидии *Stenomytilus grayanus* (Dunker) // Докл. АН СССР. — 1977. — 236, № 4. — С. 1028—1031.
- Сергеева Н.Г. Формирование мейобентосных сообществ в экспериментальных условиях. Сообщ. I // Экология моря. — 1985а. — Вып. 21. — С. 78—84.
- Сергеева Н.Г. Формирование мейобентосных сообществ в экспериментальных условиях. Сообщ. II // Там же. — 1985б. — Вып. 21. — С. 84—89.
- Скарлато О.А. Класс двусторчатые (*Bivalvia*) / Животные и растения залива Петра Великого. — Л. — 1976. — С. 95—107.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Класс двусторчатые моллюски — *Bivalvia* // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1972. — 3. — С. 178—249.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Положение в системе и распределение мидий // Промысловые двусторчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. — Л., 1979. — С. 106—111.
- Славина О.Я. Рост мидий в Севастопольской бухте // Бентос. — Киев : Наук. думка, 1965. — С. 24—29.
- Слатина Л.Н. Суточные ритмы метаболизма черноморской мидии на протяжении полного годового цикла // Проблемы современной биологии : Тр. 17 науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ, Москва, 22—25 апр., 1986. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1986. — Ч. 3. — С. 187—191. — Деп. в ВИНТИ 15.09.86, № 6662—В.
- Солдатова И.Н. Рост митилид (*Bivalvia*, *Mytilidae*) // Промысловые двусторчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. — Л., 1979. — С. 111—112.
- Соловьева А.А., Галкина В.Н., Гаркавая Г.П. Экспериментальное изучение влияния растворенного органического вещества метаболитов мидий на природное сообщество фитопланктона Белого моря // Океанология — 1977. — 17, № 3. — С. 449—458.
- Тарасов Г.А., Алексеев В.В., Хасанкаев В.Б., Юкша В.В. Некоторые вопросы биогенного воздействия на донные осадки в прибрежной зоне Баренцева моря // Подводные методы в морских биологических исследованиях. — Апатиты, 1979. — С. 50—59.

- Тимофеев В.В. Сезонные изменения скорости энергетического обмена черноморской мидии // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. : Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 300–301.
- Турпаева Е.П., Солдатова И.Н., Симкина Р.Г. Интенсивность обмена у черноморских двустворчатых моллюсков // Зоол. журн. — 1970. — 49, вып. 10. — С. 1571–1572.
- Финенко Г.А. Количественные закономерности фильтрационного питания черноморских мидий // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. : Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 306–307.
- Финенко Г.А. Закономерности фильтрационного питания моллюсков // Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — В печати.
- Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А. Энергетический бюджет моллюсков в условиях Черного моря // Биоэнергетика гидробионтов. — Там же. — С. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. — Л. : Наука, 1974. — 236 с.
- Цихон-Луканина Е.А. Питание черноморских двустворчатых моллюсков // Биология моря. — 1976. — № 3. — С. 42–48.
- Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков. — М. : Наука, 1987. — 43 с.
- Чухчин В.Д. Формирование фекалий черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* в связи с процессами пищеварения и антропогенным воздействием // Экология моря. — 1990. — В печати.
- Шадрин Н.В., Лежнев И.В. Изменение популяции *Mytilus galloprovincialis* в градиенте сточных вод // Биоэнергетика гидробионтов. — Киев : Наук. думка, 1990. — С.
- Шаронов И.В. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Карадага // Тр. Карадаг. биол. станции. — 1952. — Вып. 12. — С. 68–77.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. — Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. — 447 с.
- Шорыгин А.А., Карпевич А.Ф. Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. — Симферополь : Крымиздат, 1948. — 107 с.
- Штеркина Л.Ф. Влияние температуры и солености воды на ранний онтогенез черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. : Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 257–258.
- Шурова Н.М. Возрастная структура популяций мидий северо-западной части Черного моря // Там же. — С. 319–320.
- Шурова Н.М. Различия в отношении к солености у мидий *Mytilus galloprovincialis* разных фенотипов в Черном море // Моллюски, результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — С. 255–256.
- Шурова Н.М., Золотарев В.Н. Влияние плотности поселений мидий в северо-западной части Черного моря на темпы их роста // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным, Севастополь, апр. 1986 г. : Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 320.
- Шурова Н.М., Золотарев В.Н. Сезонные слои роста в раковинах мидии Черного моря // Биология моря. — 1988. — № 1. — С. 18–22.
- Якубова Л.И. К вопросу о распределении *Modiola phaseolina* (Phil.) в Черном море // Тр. Севастопольск. биол. ст. АН СССР. — 1948. — 6. — С. 286–297.
- Allen J.A., Cook M., Jackson D.J., Preston S., Worth E.M. Observations on the rate production and mechanical properties of the byssus threads of *Mytilus edulis* L. // J. Moll. Stud. — 1976. — 42. — P. 279–289.
- Atesaw-Akumfi C., Naylor E. Temporal patterns of shell-gape in *Mytilus edulis* // Mar. Biol. — 1987. — 95, N 2. — P. 237–242.
- Arakawa K.J. Statological studies of the Bivalvia (Mollusca) // Adv. Mar. Biol. — 1970. — 8. — P. 413–429.

- Arnaud P.* Croissance comparée de *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) des étangs de Thau et de Salses-Leucate // *Rev. trav. Inst. pêches mar.* – 1966. – 30, N 4. – P. 357–366.
- Asif M.* Variations in allometric growth in the shells of *Crassostrea rivularis* (Gould), *Saccostrea glomerata* (Gould) and *S. cucullata* (Born) from the coast of Karachi // *Pakistan J. Sci. and Ind. Res.* – 1979. – 22, N 1–2 – P. 46–49.
- Ausich W., Bottgir D.* Tiering in suspension-feeding communities on soft substrata throughout the Phanerozoic // *Science.* – 1982. – 216, N 4542. – P. 173–174.
- Bacescu M.* Certari fizico-chimice si biologice rominestri la Marea Neagr, efectuate in perioada 1954–1959 *Acad. R.P.R.* // *Hidrobiologia (RJR).* – 1960. – 3. – P. 17–46.
- Băcescu M.* Contribution à la biocenologie de la Mer Noir. L'étage périazoïque e le facies dreissenifere // *Rapp. et proc-verb. reun. Comiss in. explor. sci. Mer. mediterr.* – 1963. – 17, N 2. – P. 107–122.
- Bacescu M., Muller G., Gomoiu M.* Cercetari de ecologie Bental in Marea Neagra-aualiza contativa, calitativa si comparata a faunei bental Pontico // *Ecol. Marine.* – 1971. – 4. – P. 1–111.
- Bairati A., Vitellaro-Zuccarello L.* The ultrastructure of the byssal apparatus of *Mytilus galloprovincialis*. II. Observations by microdissection and scanning electron microscopy // *Mar. Biol.* – 1974. – 28, N 2. – P. 145–148.
- Bairati A., Vitellaro-Zuccarello L.* The ultrastructure of the byssal apparatus of *Mytilus galloprovincialis*. IV. Observations by transmission electron microscopy // *Cell. Tiss. Res.* – 1976. – 166. – P. 219–234.
- Barsotti G., Meluzzi C.* Osservazioni su *Mytilus edulis* e *M. galloprovincialis* Lamark // *Conchiglia.* – 1968. – 4. – P. 50–58.
- Bayne B.L.* Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca) // *J. Anim. Ecol.* – 1964. – 33, N 3. – P. 513–523.
- Branch G.M.* Intraspecific competition in *Patella cochlear* Born // *Ibid.* – 1975. – 44, N 1. – P. 263–282.
- Brock V.* Immuno-electrophoretic studies of genetic relations between populations of *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis* from the Mediterranean, the Baltic, the East and West Atlantic, and the East Pacific // *Proceedings of the 19 th European Marine Biology Symposium, Plymouth, 1984.* – Cambridge Univ. press, 1985. – P. 515–520.
- Chad Walter, Dela Gruz R.* Studies on the reproductive cycle of *Modiolus philippinarum* (Bivalvia : Mytilidae) // *Kalikasan. Philipp. J. Biol.* – 1980. – 9, N 2/3. – P. 121–136.
- Comely C.A.* *Modiolus modiolus* (L.) from the Scottish west coast. Biology // *Ophelia.* – 1978. – 17, N 2. – P. 167–193.
- Da Ros L., Bressan M., Marin M.G.* Reproductive cycle of the mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmr.) in Venice Lagoon (North Adriatic) // *Boll. zool.* – 1985. – 52, N 3–4. – P. 223–229.
- Dahlbäck B., Gunnarson L.* Sedimentation and sulfate reduction under a mussel culture // *Mar. Biol.* – 1981. – 63, N 3. – P. 269–275.
- Dardignac-Corbiel M.-J.* La conchyliculture Française 2. Biologie de l'huitre et de la moule // *Rev. trav. Inst. peches mar.* – 1977. – 40, N 2. – P. 153–345.
- Dixon D.R., Fravell N.* A comparative study of the chromosomes of *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis* // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* – 1986. – 66, N 1. – P. 219–228.
- Fild I.A.* Biology and Economic Value of the Sea Mussel, *Mytilus edulis* // *Bull. U.S. – Bur. Fish.* – 1922. – 38. – P. 125–259.
- Fossato V.U., Canzonier W.J.* Hydrocarbon uptake and loss by the mussel *Mytilus edulis* // *Mar. Biol.* – 1976. – 36, N 2. – P. 243–250.
- Giusti F.* The fine structure of the style and intertune in *Mytilus galloprovincialis* Lam. // *Proc. Malacol. Soc. London.* – 1970. – 39, N 5. – P. 115–137.

- Glemarec M.T.* Les peuplements benthiques du Plateau Contineutale Nord-Gascogne. — Brest, 1969. — 167 p.
- Gomoiu M.* Studii ecologice privind molustele psamobionte de la litoralul românesc al marii Negre // *Ecol. marina.* — 1976. — 5. — P. 175–349.
- Gomoiu M.-T.* Sur l'état du benthos du plateau continental Roumaine // *Rapp. et proc. verb. reun. Commis. int. explor. sci. Mer mediterr. Monaco.* — 1985. — 29, N 5. — P. 199–204.
- Gomoiu M.-T., Tiganus V.* Some data concerning the biometry and ecology of the bivalve *Mytilaster lineatus* (Gmelin) // *Cerc. marine Inst. R. cerc. M.* — 1976. — N 9. — P. 141–150.
- Gosling E.* The systematic status of *Mytilus galloprovincialis* in western Europe : a review // *Malacologia.* — 1984. — 25. — P. 551–568.
- Grant W.S., Cherry M.I.* *Mytilus galloprovincialis* Lmk. in southern Africa // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1985. — 90, N 2. — P. 179–191.
- Harger J.R.* Variation and relative "niche" size in the sea mussel *Mytilus edulis* in association with *M. Californianus* // *Veliger.* — 1972. — 14, N 3. — P. 275–283.
- Harger J.R.* Competitive Co-Existence Maintenance of Interacting Associations of the Sea Mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus* // *Veliger.* — 1972. — 14, N 4. — P. 387–410.
- Hepper B.T.* Notes on *Mytilus galloprovincialis* Lmk. in Great Britain // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* — 1957. — 36. — P. 33–40.
- Himmelman J.H.* Synchronization of spawning in marine invertebrates by phytoplankton // *Adv. Invertebrate Reprod. Proc. 2 Int. Symp., Davis, Calif., Aug. 27–31, 1979.* — New York, 1981. — P. 3–19.
- Hrs-Brenko M.* The reproductive cycle of the *Mytilus galloprovincialis* Lmk. in the Northern Adriatic Sea and *Mytilus edulis* L. at Long Island Sound // *Thalassia jugosl.* — 1971. — 7, N 2. — P. 533–543.
- Hrs-Brenko M.* Temperature and salinity requirements for embryonic development of *Mytilus galloprovincialis* Lmk // *Thalassia jugosl.* — 1974. — 10 (1/2). — P. 131–138.
- Hrs-Brenko M., Calabrese A.* The combined effects of salinity and temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis* L. // *Mar. Biol.* — 1969. — 4. — P. 224–226.
- Jeffreys J.G.* *British Conchology.* — London, 1863. — 2. — 465 p.
- Jørgensen C.B.* Biology of suspension feeding. — Oxford, 1966. — 357 p.
- Kautsky N.* Quantitative studies on gonad cycle, fecundity, reproductive output and recruitment in a baltic *Mytilus edulis* population // *Mar. Biol.* — 1982. — 68, N 2. — P. 143–160.
- Kautsky N., Evans S.* Role of biodeposition by *Mytilus edulis* in the circulation of matter and nutrients in a Baltic coastal ecosystem // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* — 1987. — 38, N 3. — P. 201–212.
- List T.* Die Mytiliden // *Fauna und Flora d. Golfes v. veapel.* — 1902. — 27. — 312 p.
- Lopes M.D.G., Gomes E.D.* Reproductive cycle of the brown mussel (*Modiolus metcalfei*) in Calatagan, Batangas // *Kalikasan. Philipp. J. Biol.* — 1982. — 11, N 1. — P. 74–82.
- Lubet P., Prunus G., Masson M., Bucaille D.* Recherches experimentales sur l'hybridation de *Mytilus edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk. (Mollusques lamellibranches) // *Bull. Soc. zool. France.* — 1984. — 109, N 1. — P. 87–98.
- Lubet P., Aloni N., Karnaukhova N.* Etude experimentale de l'action de la temperature sur le cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* Lmk; comparaison avec *Mytilus edulis* L. // *C. r. Acad. sci. S. 3.* — 1986. — 303, N 2. — P. 507–512.
- Lutz R.A., Hidu H.* Hinge morphogenesis in the shells of larval mussels (*Mytilus edulis* L. and *Modiolus modiolus* (L.)) // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* — 1979. — 59. — P. 111–121.
- Mattsson J., Linden O.* Benthic macrofauna succession under mussels, *Mytilus edulis* L. (Bivalvia), cultured on Hangign long-lines // *Sarsia.* — 1983. — 68, N 2. — p. 97–102.

- Mattsson J., Linden O.* Musselodlingarnas effekter på bottenmiljön vid Tjännrö, Strömstad // *Vatten*. – 1984. – 40, N 2. – P. 151–163.
- Mercer E.H.* Bissus fiber // *Chemical Zoology*. – New York; London : Acad. Press, 1972. – Vol. 7. – P. 147–154.
- Petran A.* Variations de la densité des veligères de bivalves dans la zone à petite profondeur du littoral roumain de la Mer Noire // *Rapp. et proc.-verb. réun. Commis. int. explor. sci. Mer méditerran.* Monaco. – 1977. – 24, N 10. – P. 153–154.
- Picard J.* Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région Marseillaise // *Rec. Trav. Sth. Mar. Endoume*. – 1965. – 52, N 36. – P. 1–160.
- Price H.A.* An analysis of factors determining seasonal variation in the byssal attachment strength of *Mytilus edulis* // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* – 1982. – 62. – P. 147–155.
- Price H.A.* Structure and formation of the byssus complex in *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia) // *J. Mollusc. Stud.* – 1983. – 49, N 1. – P. 9–17.
- Remane A.* Die Brackwasser-Submergenz und die Umkomposition der Coenosen in Belt- und Ostsee // *Kiel. Meeresforsch.* 1955. – 11, H. 1. – S. 59–73.
- Riedl R.* Fauna und Flora des Mittelmeeres. – Hamburg und Berlin, 1983. – 836 s.
- Romero P., Gouzalet-Gurriarn E., Penas E.* Influence of mussel rafts on spatial and seasonal abundance of crabs in the Ria de Arousa, North-West Spain // *Mar. Biol.* – 1982. – 72, N 2. – P. 201–210.
- Root R.B.* The niche exploitation pattern of the Blue-gray gnatcatcher // *Ecol. Monogr.* – 1967. – 37. – P. 317–350.
- Schweinitz E.H., Lutz R.A.* Larval development of the northern horse mussel *Modiolus*, including a comparison with the larvae of *Mytilus edulis* L. as an aid in planktonic identification // *Biol. Bull.* – 1976. – 150, N 3. – P. 348–360.
- Seed R.* Morphological variation in *Mytilus* from the Irish coasts in relation to the occurrence and distribution of *M. galloprovincialis* Lmk. // *Cah. biol. mar.* – 1974. – 15, N 1. – P. 1–25.
- Seed R., Brown R.A.* The influence of restructure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Mytilus edulis* L. (Mollusca, Bivalvia) // 9th Eur. Mar. Biol. Symp. – Oban, 1974. – Aberdeen, 1975. – P. 74–82.
- Seed R., Brown R.A.* A comparison of the reproductive cycles of *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma (=Cardium) edule* (L.) and *Mytilus edulis* L. in Strangford Lough, Northern Ireland // *Oecologia*. – 1977. – 30, N 2. – P. 173–188.
- Smeathers J.E., Vincent J.F.V.* Mechanical properties of mussel byssus threads // *J. moll. Stud.* – 1979. – 45. – P. 219–230.
- Smith J.R., Strehlow D.R.* Algal-induced spawning in the marine mussel *Mytilus californianus* // *Int. J. Invertebr. Reprod.* – 1983. – 6, N 2. – P. 129–133.
- Sugurdsson J.B., Titman C.W., Davies P.A.* The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads // *Nature*. – 1976. – 262, N 5567. – P. 386–387.
- Thiriart-Quievreux G., Ayraud N.* Les carotypes de quelques espèces de bivalves et de gastéropodes marins // *Mar. Biol.* – 1982. – 70. – P. 165–172.
- Thorson G.* Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the Sound // *Medd. Dan. fisk.-og havunders.* – 1946. – 4, N 1. – 523 p.
- Thorson G.* Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of the larvae of marine bottom invertebrates // *Ophelia*. – 1964. – 1, N 1. – P. 167–208.
- Vahl O.* Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes // *Ibid.* – 1973. – 12, N 1/2. – P. 45–52.
- Van Winkle W.J.* Effect of environmental factors on byssal thread formation // *Mar. Biol.* – 1970. – 7, N 2. – P. 143–148.
- Vooy's C.G.N.* The influence of temperature and time of year of sea mussel *Mytilus edulis* // *Ibid.* – 1976. – 36, N 1. – P. 25–30.

White K.M. *Mytilus* // L.M.B.C.Memoirs. - Liverpool : Univ. Press, 1937. - 31. - 117 p.

Yonge C.M. Studies on Pacific coast mollusks. I. On the structure and adaptations of *Cryptomya californica* (Conrad.) // Univ. Calif. Publ. Zool. - 1951. - 55, N 6. - P. 421-438.

Yonge C.M. Ligamental structure in Mactracea and Myacea (Mollusca : Bivalvia) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1982. - 62, N 1. - P. 171-186.

Young G.A. Byssus-thread formation by the mussel *Mytilus edulis*: effect of environmental factors // Mar. Ecol. Progr. Ser. - 1985. - 24, N 3. - P. 261-271.

Young G.A., Crisp D.J. Marine animals and adhesion // Adhesion. Vol. 6 19th Annu. Conf. Adhesion and Adhesives, London, 1981. - London, Englewood, New York, 1982. - P. 19-39.

Научное издание

ЗАЙКА Виктор Евгеньевич
ВАЛОВАЯ Наталья Александровна
ПОВЧУН Александр Сергеевич
РЕВКОВ Николай Константинович

МИТИЛИДЫ ЧЕРНОГО МОРЯ

Художник обложки *М.Э.Кропивницкая*
Художественный редактор *И.Е.Писарева*
Технический редактор *Т.К.Валицкая*
Оператор *Л.И.Прокопчук*
Корректоры *С.И.Кримец, С.В.Лисицына*

ИБ № 10844

Сдано в набор 06.12.89. Подп. в печ. 11.05.90. БФ 01078. Формат 60х84/16.
Бум. офс. № 1. Гарн. Пресс Роман. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12,09. Усл.
кр. -отт. 12,32. Уч.-изд. л. 14,06. Тираж 430 экз. Заказ 0-373. Цена 2 р. 90 к.

Оригинал-макет подготовлен в издательстве "Наукова думка". 252601 Киев 4,
ул. Репина, 3.
Киевская книжная типография научной книги. 252004 Киев 4, ул. Репина, 4.